ISSN 0181-0642

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION C

sciences de la terre

paléontologie
géologie
minéralogie

4e SÉRIE T. 10 1988 N° 2

Avril-Juin 1988

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. Brygoo

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie (fusionnée à partir de 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43-31-71-24 ; 43-31-95-60.
— pour les **abonnements et achats au numéro**, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43-31-71-24 ; 43-31-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.
— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 45-87-19-17.

Abonnements pour l'année 1988 (Prix h.t.)

Abonnement général : 1575 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 900 F.
Section B : Botanique, *Adansonia* : 420 F.
Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 420 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1405 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **10**, 1988, section C, (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie), n° 2

SOMMAIRE — *CONTENTS*

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **10**, 1988,
section C, n° 2 : 107-135

Diagenèse aragonite-calcite chez les Céphalopodes coléoïdes : exemples des rostres d'*Aulacoceras* (Trias de Turquie) et de *Belopterina* (Éocène de France)

par Yannicke DAUPHIN

Résumé. — Divers spécimens d'*Aulacoceras* et de *Belopterina* ont permis d'observer les modalités de la diagenèse aragonite-calcite dans les rostres de ces Céphalopodes. En effet, entre la structure initiale squelettique aragonitique et l'état final (calcite sparitique), différents stades intermédiaires sont présents dans ces rostres, notamment chez *Aulacoceras*. Du point de vue paléontologique, la conservation de ces états successifs de la diagenèse est nécessaire à la reconnaissance des structures primaires chez les fossiles carbonatés, reconnaissance indispensable pour une utilisation systématique et phylétique des critères microstructuraux.

Abstract. — The processes of the aragonite-calcite inversion have been studied from rostra of the two coleoids *Belopterina* (Tertiary, France) and *Aulacoceras* (Triassic of Turkey and Austria). Microstructural and chemical data show that some rostra are preserved with their primary aragonitic structure, some others have been modified in a sparry calcite. Intermediate stages have been also preserved in *Aulacoceras*. Shell microstructures have been used for systematic and phylogenetic purposes in several taxa (Foraminifera, Sponges, Cnidaria, Molluscs...), but the presence of such intermediate stages is necessary to recognize the primary skeletal structures in calcareous fossil shells.

Y. DAUPHIN, *UA 723, Laboratoire de pétrologie sédimentaire et paléontologie. Bât. 504, Université PARIS XI-ORSAY, F 91405 Orsay cedex.*

Chez les invertébrés, les diagnoses systématiques et l'établissement des lignées phylétiques font de plus en plus fréquemment appel aux données microstructurales. L'exemple le plus connu est probablement celui des Cnidaires (CUIF, 1976), mais les Éponges carbonatées (GAUTRET, 1986) et les Bivalves (TAYLOR, KENNEDY & HALL, 1969, 1973 ; KOBAYASHI, 1980) ont également démontré la valeur des critères microstructuraux. De ce point de vue, JELETZKY (1966) a été le premier à tenter d'intégrer de façon méthodique les données minéralogiques et microstructurales aux diagnoses des Coléoïdes. Mais les travaux sur les squelettes de Céphalopodes étaient relativement peu nombreux, et les études sur leur évolution diagénétique encore plus rares. L'analyse microstructurale de rostres de Bélemnitidés (Aulacocéridés : CUIF & DAUPHIN, 1979 ; DAUPHIN & CUIF, 1980 ; BANDEL, 1985 ; Bélemnites : SPAETH, 1971 ; BANDEL, ENGESER & REITNER, 1984 ; BARSKOV, 1985) a permis de montrer que les données de JELETZKY étaient trop imprécises (DAUPHIN, 1983, 1984*a*) pour une interprétation systématique et phylétique judicieuse de ces critères. Il est devenu nécessaire de pouvoir discerner l'origine biologique ou diagénétique des structures que l'on observe dans les squelettes, surtout que

certains taxons ont la possibilité de mettre en place, de leur vivant, des couches dont la composition minéralogique est mixte (*Haliotis* : MUTVEI, DAUPHIN & CUIF, 1985).

Si l'intérêt paléontologique de ces travaux est certain, l'intérêt géologique d'une telle approche n'est pas négligeable. En effet, la comparaison de la conservation des divers taxons présents dans un gisement permettra de mieux connaître l'évolution historique postsédimentaire du bassin concerné, et d'essayer de reconstituer les milieux. D'autre part, la comparaison des taxons voisins dans des sites variés permettra de mieux discerner ce qui, dans les coquilles, relève de la structure initiale et de la diagenèse.

Le rostre des Dibranchiaux est un élément favorable à une étude de la diagenèse des couches prismatiques chez les Céphalopodes. En effet il est de taille relativement importante par rapport aux autres couches et abondant dans les sédiments d'âges et de milieux variés. Certains gisements (Trias de Turquie et Éocène de France) ont fourni divers spécimens d'*Aulacoceras* et de *Belopterina* conservés en aragonite, tandis que d'autres étaient en calcite. Les divers stades d'altération présents chez ces spécimens permettent d'envisager l'étude des modalités des modifications subies par les structures squelettiques lors de l'inversion aragonite-calcite

1. DONNÉES ANTÉRIEURES

Les travaux sur la diagenèse des squelettes carbonatés d'invertébrés sont encore relativement peu nombreux, notamment dans le cas des Céphalopodes. De plus, la grande majorité d'entre eux concerne uniquement la nacre et, qu'il s'agisse de diagenèse expérimentale (GRÉGOIRE, 1968) ou naturelle (GRÉGOIRE, 1958, 1959, 1966), l'aspect morphologique de ces études domine largement. Une autre tendance fait appel aux modifications intervenues dans les proportions d'acides aminés (DEGENS, SPENCER & PARKER, 1967 ; GRÉGOIRE & VOSS-FOUCART, 1970 ; BUCHARDT & WEINER, 1981).

Les descriptions des structures squelettiques font apparaître deux modes d'action complémentaire de la diagenèse. Une morphologie stable des composants squelettiques peut être associée à un changement de minéralogie : à l'opposé, une morphologie modifiée n'implique pas toujours un changement minéralogique.

a — *Morphologie stable, minéralogie modifiée*

Dans les squelettes, des exemples de plus en plus nombreux de changement de minéralogie sans modification de morphologie sont décrits. Ainsi GRANDJEAN, GRÉGOIRE & LUTTS (1964), en associant l'étude minéralogique (RX) des tests et l'observation au microscope électronique à transmission de la phase organique après décalcification, ont reconnu que « In fossils..., in which the original aragonite had been integrally or partly preserved..., or had recrystallized into calcite, or had been replaced by other substances, fragments of reticulated sheets exhibiting the characteristic nautiloid and pelecypod patterns, were also detected... Fragments showing unequivocally the characteristic pattern of their taxonomic group were observed... in *Dolorthoceras sociale*, in which the original aragonite had been replaced by carbonate

apatite..., and also in several Devonian Nautiloids, thoroughly recrystallized into calcite » (p. 590). LAND (1967, fig. 12) illustre la conservation de la structure primaire malgré l'inversion aragonite-calcite chez un Cnidaire. VOSS-FOUCART & GRÉGOIRE (1971) complètent les données sur la diagenèse des structures nacrées de Céphalopodes. Enfin, plus récemment MUTVEI (1983*a*, *b*) a décrit la structure de la nacre d'*Isorthoceras sociale* « secondarily phosphatized... and therefore retained its original ultrastructure » (1983*b* : 233).

b — *Minéralogie stable, morphologie modifiée*

À l'opposé, une composition minéralogique stable n'est pas obligatoirement liée à une complète absence de modification structurale, bien que ce phénomène soit plus difficile à déceler que le précédent (SRIVASTAVA, 1975 ; BUCHARDT & WEINER, 1981) notamment dans le cas des structures fibreuses. L'étude de la nacre permet de lever certaines ambiguïtés à ce sujet, car l'aragonite de précipitation ne forme pas de structure identique à ces tablettes hexagonales. Il n'en est pas de même pour les fibres ou les prismes, qui sont l'autre composant du test des Céphalopodes. L'utilisation de la morphologie et de la composition minéralogique des structures demeure, dans le cas des prismes, souvent délicate pour déterminer leur état de conservation (DAUPHIN, 1987).

Les moyens d'investigation maintenant disponibles permettent de compléter ces études, grâce notamment aux techniques d'analyse chimique localisée. En effet les carbonates d'origine biologique possèdent des caractéristiques différentes de ceux dus à une précipitation sédimentaire. Ces différences concernent bien évidemment la phase organique associée aux biocristaux, mais aussi les teneurs en éléments associés de la phase minérale.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES D'ÉTUDE

MATÉRIEL

Les Aulacocérides (*Aulacoceras*, *Atractites* et *Prographularia*) proviennent des gisements du Trias de Turquie et d'Autriche. Ces sites sont bien connus pour la qualité de la conservation des fossiles qu'ils contiennent, comme cela a été montré à diverses reprises sur des taxons variés (CUIF, 1972, 1973, 1976 ; CUIF & DAUPHIN, 1979 ; DAUPHIN, 1982, 1987 ; DAUPHIN & CUIF, 1980 ; GAUTRET, 1985). Certains spécimens comportent non seulement le rostre, mais aussi une partie du phragmocône avec cloisons, siphon et protoconque (DAUPHIN, 1982). À cause de leurs plus grandes dimensions et de leur plus grande abondance, seuls les *Aulacoceras* ont été utilisés dans cette étude.

Les *Belopterina* sont répertoriées sous les noms de *B. boriesi* et *B. levesquei*. L'origine exacte de *B. boriesi* est incertaine (peut-être une commune de l'Hérault) ; *B. levesquei* a été récolté à Chaslon-sur-Vesle (Marne, Éocène) (numéro B 68824). Tous proviennent des collections de l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle. Aucun échantillon ne comportait de phagmocône (DAUPHIN, 1986).

Méthodes d'étude

a — *Analyse microstructurale*

Les tests ont été étudiés en lames minces et au microscope électronique à balayage (Cameca du Laboratoire de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, Jeol JSM S1 du Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés de l'Université Paris 6, SEM 505 Philips du Laboratoire de Pétrologie sédimentaire et Paléontologie de l'Université Paris 11).

Afin d'obtenir des sections parfaitement orientées sur les *Belopterina*, les rostres ont été inclus dans une résine artificielle (Scandiplast), avant d'être sciés à la scie à fil. En effet la structure feuilletée de ce genre (cf. p. 112) a régulièrement provoqué l'éclatement du spécimen lors de tentatives de fracture par d'autres méthodes. Afin de rendre la structure visible, une légère décalcification, parfois précédée par un polissage à la pâte diamantée, s'avère nécessaire.

b — *Analyse minéralogique*

La composition globale des spécimens a été déterminée par diffraction X sur poudre. La localisation de l'aragonite a été établie par la coloration spécifique de Feigl, sur des surfaces polies observées au MEB.

c — *Analyse chimique élémentaire*

Les analyses chimiques quantitatives localisées ont été effectuées en spectrométrie dispersive en énergie (système Link AN 10000, couplé au SEM 505 Philips, Laboratoire de Pétrologie sédimentaire et Paléontologie, Université Paris 11) sur des coupes transversales planes faiblement décalcifiées (acide formique à 5 %, 5 secondes, 20°). Cette méthode présente l'avantage de permettre un repérage aisé et précis des points étudiés sur les échantillons par l'observation de leur microstructure. Son emploi est rendu possible grâce à l'existence d'un programme (ZPB) spécialement conçu pour les analyses de surfaces rugueuses. La comparaison des teneurs ainsi obtenues avec celles, publiées, sur des taxons identiques montre la qualité et la concordance des résultats obtenus. Pour le nautile actuel, les teneurs en Sr de la coquille varient autour de 2 300 ppm (Hallam & Price, 1966 ; Buchardt & Weiner, 1981, par exemple) (*Nautilus pompilus* généralement), les valeurs obtenues en EDS oscillent autour de 1 900 ppm pour la couche prismatique externe et 1 800 pour la couche nacrée de *N. macromphalus*. Les analyses sont effectuées à 15 KV, le diamètre de la sonde étant de 100 nm, avec une durée de comptage de 3 mn pour chaque point. Les valeurs indiquées dans ce texte sont les moyennes calculées sur plusieurs dizaines de points pour chaque couche.

III. RÉSULTATS

Rappels microstructuraux

Dans les études précédentes, les spécimens aragonitiques de ces deux genres ont été largement décrits (Dauphin & Cuif, 1980). Par contre, les formes calcitiques avaient été alors, du point de vue microstructural, écartées.

1. Aulacoceras

a — *Aragonite*

Les rostres d'Aulacocéridés sont composés de prismes (ou fibres) de faible diamètre, en disposition radiaire autour de la ligne apicale. Chez *Aulacoceras*, dans la zone postalvéolaire, la disposition concentrique autour de la ligne apicale est progressivement perturbée par quelques plissements. Ceux-ci sont en fait l'amorce des secteurs radiaires qui constituent la majeure partie du rostre postalvéolaire (pl. I a-c), et la totalité de la zone alvéolaire. À cette disposition visible en coupe transversale, se superpose une division en secteurs divergents en coupe longitudinale (DAUPHIN & CUIF, 1980, pl. 12 fig. 2-4). Le diamètre des fibres aragonitiques est voisin de 1 µm.

L'un des effets de la diagenèse est de regrouper ces fibres en éléments plus gros à faces latérales cannelées (de 6 à 15 µm), mais ces prismes sont toujours en aragonite (pl. I d, e). Une autre modification consiste en l'apparition de fines couches de calcite secondaire (pl. I f), selon une zonation semblable à une zonation de croissance (DAUPHIN & CUIF, 1980, pl. 10 fig. 1-2, pl. 11). L'épaisseur des couches de calcite varie du simple film à 4 µm, celle des couches prismatiques aragonitiques de 7 à 25 µm (jusqu'à 33 µm chez *Atractites*).

b — *Calcite*

Dans les rostres calcitiques, la structure en secteurs radiaires est encore clairement visible (pl. II a). Dans l'ensemble, la structure fibreuse des secteurs est conservée, ainsi que la zonation de croissance (pl. II b-e). L'épaisseur moyenne des couches de croissance est de 20 µm chez *Aulacoceras*. L'orientation des fibres n'est pas modifiée par rapport à celle des spécimens aragonitiques. Dans certaines parties, les prismes semblent noyés dans une masse calcitique homogène (pl. II c-e), avec des dimensions de l'ordre de 1 µm. La recristallisation peut avoir également détruit toute la structure initiale et seuls de grands cristaux calcitiques apparaissent (pl. II f).

Sur certains spécimens calcitiques, le phragmocône est partiellement conservé (pl. II a) ; la couche nacrée de la paroi externe montre encore une structure lamellaire, et la couche prismatique interne est également aisément identifiable.

2. Belopterina

a — *Aragonite*

Les rostres aragonitiques de *Belopterina* sont composés de feuillets longitudinaux divergents (fig. 1, pl. III a) (DAUPHIN, 1986, pl. I a, f). Irréguliers dans le centre du rostre (pl. III a), ces feuillets s'organisent en replis similaires aux contours d'une feuille de chêne (pl. III b), puis en secteurs radiaires vers la périphérie (pl. III c) (DAUPHIN, 1986, pl. III). Ces multiples replis favorisent la formation de lacunes dans la zone centrale du rostre, probablement élargies par rapport à leur volume initial. Les coupes antéro-postérieures

montrent que les secteurs et replis sont formés de sphérolites régulièrement superposés. Ces feuillets sont constitués de deux bandes de fibres de dimensions et d'orientation similaires à celles d'*Aulacoceras* (pl. III d-f) (Dauphin, 1986, pl. IV).

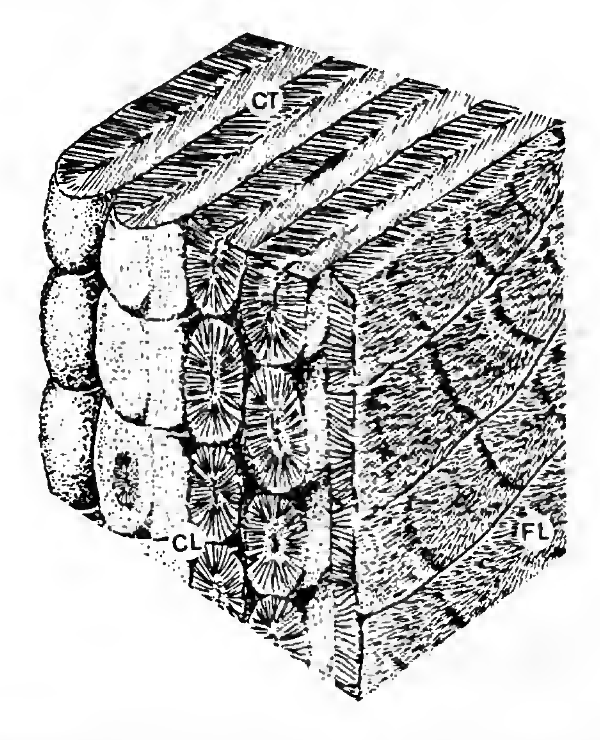


Fig. 1. — Bloc diagramme schématique de la structure de la zone externe postalvéolaire du rostre de *Belopterina*. CT : coupe transversale ; CL : coupe longitudinale tangentielle ; FL : face latérale antéro-postérieure. La flèche indique la direction du centre du rostre. Sans échelle.

b — *Calcite*

Les spécimens calcitiques ont conservé la disposition générale en feuillets longitudinaux radiaires (Dauphin, 1986, pl. I a) (pl. IV a-b). L'orientation divergente des fibres est encore visible dans certains secteurs (pl. IV c-d), mais moins clairement que dans les échantillons aragonitiques. Les fines lacunes observées entre les secteurs des rostres aragonitiques sont le plus souvent comblées ici par de la calcite secondaire (pl. IV b-c). Celle-ci est également abondante au cœur des rostres (ligne apicale) (pl. IV e), zone où les multiples replis et lacunes favorisent les circulations d'eau. Comme chez *Aulacoceras*, dans certaines zones les fibres initiales semblent noyées dans une masse calcitique homogène (pl. IV f). Enfin, localement la calcite a détruit complètement la structure initiale : fibres et secteurs radiaires n'ont alors laissé aucune trace.

Analyse élémentaire localisée

a — *Choix des éléments analysés*

Les éléments associés à l'aragonite (Sr et Na) (White, 1977), et à la calcite (Mg, Mn) ont été analysés en priorité sur les rostres calcitiques et aragonitiques. Cependant les publications traitant de la composition chimique des tests de Mollusques fournissent des données chiffrées sur de nombreux autres éléments (Leutwein & Waskowiak, 1962 ; Segar, Collins & Riley, 1971 ; Masuda & Hirano, 1980). En outre les modifications intervenant lors de la diagenèse ne sont pas confinées aux seuls éléments associés. Par exemple, nous avons pu mettre en évidence l'apport, sur ce point, des teneurs en soufre (Cuif *et al.*, 1986) ; Fe semble être aussi un élément important (Laghi, Martinelli & Russo, 1984). Les éléments suivants ont donc été dosés : Na, Mg, Al, Si, P, S, Ca, Mn, Fe, Sr.

Les teneurs des éléments analysés chez *Aulacoceras* et *Belopterina* seront comparées à celles obtenues, par la même méthode et sur le même appareil, sur les couches prismatiques externes de deux Céphalopodes actuels : *Nautilus macromphalus* et *Sepia* (rostre et bouclier dorsal). Certaines valeurs diffèrent légèrement de celles indiquées précédemment (Dauphin, 1987), notamment pour les rapports en poids et les rapports atomiques des formes fossiles. Les chiffres fournis ici résultent du nombre supérieur de points analysés, et la plus grande variation enregistrée chez les fossiles reflète le fait que la diagenèse n'est pas homogène et uniforme dans un même spécimen, ainsi que les études microstructurales l'avaient déjà prouvé.

b — *Les rostres aragonitiques*

Par rapport aux formes actuelles (couches prismatiques de *Sepia* et *Nautillus*), les deux fossiles sont appauvris en Na (fig. 2) mais cet élément, l'un des premiers à migrer, est aussi le plus sensible aux méthodes de préparation (Masuda & Hirano, 1980). Les deux rostres fossiles sont plus riches en Sr que les deux Céphalopodes actuels de référence (fig. 2), mais ceux-ci sont légèrement plus riches que la moyenne des Mollusques (1 500 ppm). Cependant, tous ont une valeur nettement inférieure à celles des Cnidaires (7 000 à 9 000 ppm) ou de l'aragonite sédimentaire (plus de 9 000 ppm) (Loreau, 1982). Le rapport mSr/mCa présente chez les Mollusques une large amplitude puisqu'il varie de 0,10 à 0,40 selon les auteurs et les taxons analysés. Mais la discontinuité avec ce rapport pour l'aragonite sédimentaire est bien marquée (0,70 à 1,20). Bien qu'à la limite supérieure de ce qui est admis pour les Mollusques, *Aulacoceras* et *Belopterina* sont loin d'atteindre de telles valeurs (tabl. 1). Tout au plus peut-on soupçonner un léger enrichissement en aragonite sédimentaire, hypothèse déjà formulée d'après la morphologie des composants minéraux de ces rostres.

Les teneurs en Mg confirment, chez *Aulacoceras*, l'existence d'une diagenèse précoce de l'aragonite. Les valeurs observées sont en effet nettement supérieures à celles des Mollusques actuels, et même des sédiments aragonitiques. Il est vraisemblable que, compte tenu de la méthode d'analyse, des zones calcitiques non visibles en surface ont été intégrées dans ces résultats, ce qui a pour conséquence d'augmenter la teneur en Mg. Il faut noter que chez *Belopterina*, où l'apparition des « couches de croissance » calcitiques n'a pas été constatée, les

teneurs en Mg sont normales. Toutefois cela n'est pas le cas de la seiche, échantillon actuel où aucun indice de diagenèse n'a pu être décélé. Le coefficient de partage de Mg du rostre d'*Aulacoceras* est nettement différent de celui des autres spécimens, actuels ou fossiles. Quant à la seiche, elle rentre, de ce point de vue, dans le cadre des valeurs traditionnellement attribuées à l'aragonite sédimentaire.

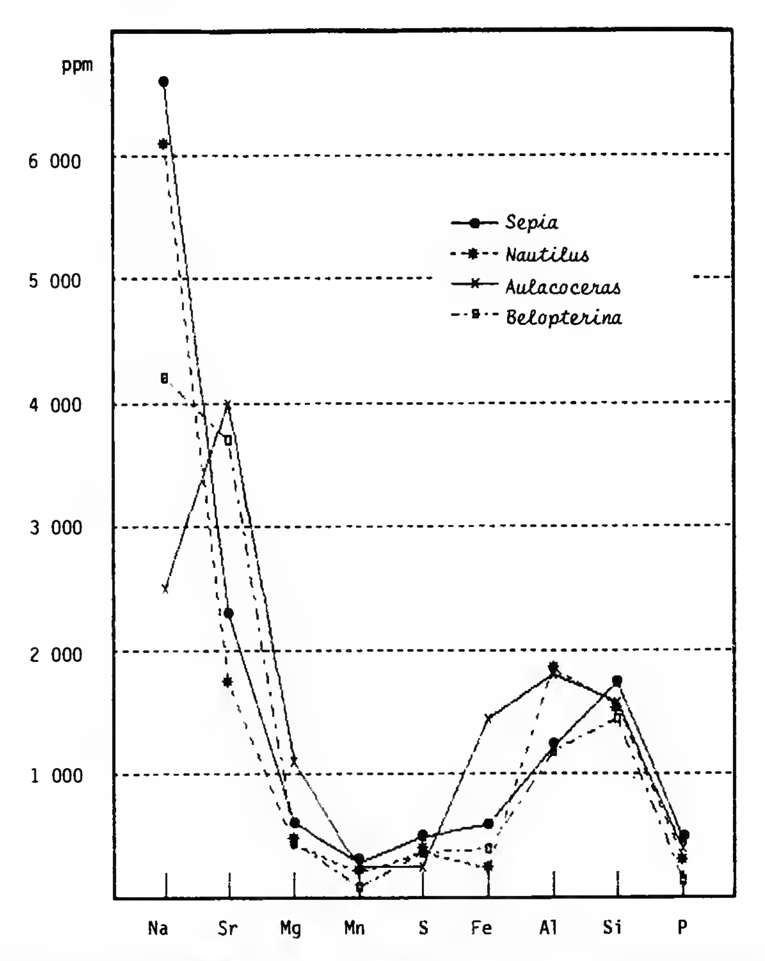


FIG. 2. — Teneurs des principaux éléments de la couche prismatique externe des tests aragonitiques, actuels et fossiles.

Le rapport établi par LOREAU (1982 : mSr/mMg) est similaire chez ces trois formes (tabl. I ; fig. 4 c) et voisin de 1,10, ce qui est conforme aux valeurs signalées pour les Mollusques. Les études précédentes faites par microanalyse ionique sur les Aulacocéridés avaient montré la concordance de position de Na, K et Sr dans les couches prismatiques aragonitiques, Mg apparaissant uniquement dans les fines couches calcitiques (CUIF, DAUPHIN & LEFÈVRE, 1977). Cette association Sr, Na et K avec l'aragonite a été reconnue chez des Algues Solénopores

(Cuif & Lefèvre, 1974), et des Foraminifères (Cuif, Dauphin, Lefèvre & Vénec-Peyré, 1977). *Belopterina* montre également une teneur élevée en Sr (fig. 2, 4 b), mais n'est pas enrichi en Mg par rapport au nautile ou la seiche (fig. 4 a). En conséquence, le rapport mSr/mMg pour cette forme dépasse largement les valeurs habituelles (tabl. I ; fig. 4 c), mais sans atteindre cependant les valeurs de l'aragonite directement « précipitée ». En outre, il faut remarquer que

Tableau I. — Comparaison des teneurs en Mg et Sr dans les échantillons analysés et d'après les valeurs fournies par Masuda & Hirano (1980) pour les couches prismatiques et fibreuses.

	Mg/Ca	Sr/Ca	mMg/mCa	mSr/mCa	mSr/mMg	K'^{A}_{Mg}	K'^{A}_{Sr}	
Sepia	0,15	0,58	0,26	0,26	1,03	0,50	0,31	ARAGONITE
Nautilus	0,11	0,44	0,19	0,20	1,10	0,36	0,24	
Aulacoceras	0,27	0,97	0,44	0,44	1,00	0,85	0,51	
Belopterina	0,11	0,91	0,18	0,42	2,26	0,36	0,48	
fibres (1)	0,09	0,39	0,15	0,18	1,20	0,29	0,21	
prismes (1)	0,06	0,45	0,10	0,20	2,12	0,19	0,24	
Aulacoceras	1,26	0,30	2,11	0,14		4,06	0,16	CALCITE
Belopterina	0,80	0,20	1,34	0,09		2,58	0,11	
fibres (1)	0,28	0,24	0,47	0,11		0,91	0,13	
prismes (1)	0,95	0,21	1,58	0,10		3,05	0,11	

Mg/Ca et Sr/Ca = rapports en poids, $\times 10^{-2}$; mMg/mCa et mSr/mCa = rapports atomiques, $\times 10^{-2}$; L = mSr/mCa : mMg/mCa, rapport établi par Loreau (1982) ; K' Mg = $K'^{A}_{Mg} \times 10^{-3}$, coefficient de partage de Mg ; K' Sr = $K'^{A}_{Sr} \times 10^{-2}$, coefficient de partage de Sr ; (1) = calculé d'après les chiffres de Masuda & Hirano (1980).

ces valeurs moyennes reconnues pour les Mollusques ont été établies sur l'ensemble des coquilles, la plupart du temps sans distinction des couches (Milliman, 1974 ; Leutwein & Waskowiak, 1962 ; Vinogradov, 1953). Or les mêmes rapports, calculés d'après les données de Masuda & Hirano (1980) sur les couches fibreuse et prismatique composite définies par ces auteurs, peuvent varier du simple au double (tabl. I). Les teneurs en Mn des fossiles et actuels analysés ici sont similaires (fig. 2).

Les rostres aragonitiques des fossiles du Trias de Turquie sont enrichis en Fe par rapport aux formes actuelles voisines, et les Aulacocéridés ne sont pas exempts de cette modification (fig. 2). Par contre *Belopterina* est similaire aux formes actuelles de Céphalopodes. Mais là encore les variations chez les Mollusques semblent importantes, car ces valeurs sont supérieures à ce qui est signalé chez les Bivalves (Masuda & Hirano, 1980). Sont également présents en quantités relativement importantes : Al et Si, mais la différence entre actuels et fossiles est faible (fig. 2). *Belopterina* est plus pauvre en P que les *Aulacoceras* ou le nautile et la seiche.

c — *Les tests calcitiques*

Après recristallisation, les rostres calcitiques sont plus appauvris en Na que leurs équivalents aragonitiques (fig. 3). Il en est de même pour Sr, alors que les teneurs en Mg ont largement augmenté. Les rapports en poids calculés d'après ces valeurs montrent nettement la différence entre l'aragonite et la calcite, la différence étant plus grande entre ces deux minéraux

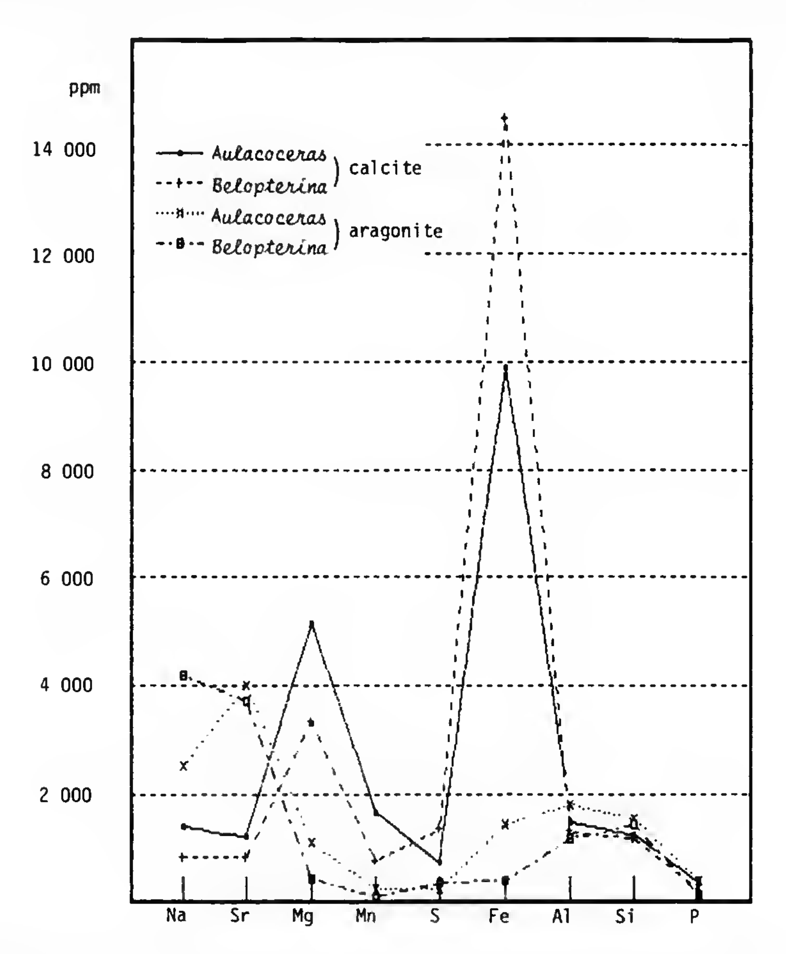


FIG. 3. — Teneurs des principaux éléments de la couche prismatique externe des tests fossiles, calcitiques et aragonitiques.

pour Mg (fig. 4 a-b). Ces teneurs en Mg sont supérieures à ce qui est signalé pour la calcite moyenne des prismes de Bivalves (fig. 5 ; tabl. I) ainsi que celles en Sr (MASUDA & HIRANO, 1980). Cependant les teneurs en Mg des prismes calcitiques des Bivalves actuels sont très variables, et les rapports établis sur ces bases montrent donc des amplitudes importantes (DAUPHIN, 1987). Il apparaît difficile, dans ces conditions, d'envisager d'utiliser ces rapports

pour différencier une calcite biogénique d'une calcite de précipitation. Le rapport mSr/mCa de la calcite inorganique est de 0,12 (BATHURST, 1975). Ce rapport est, d'après les données actuelles, trop voisin de celui calculé pour les calcites biologiques des Bivalves actuels (tabl. I) pour permettre de séparer calcite de recristallisation et calcite biologique. Tout au plus peut-on

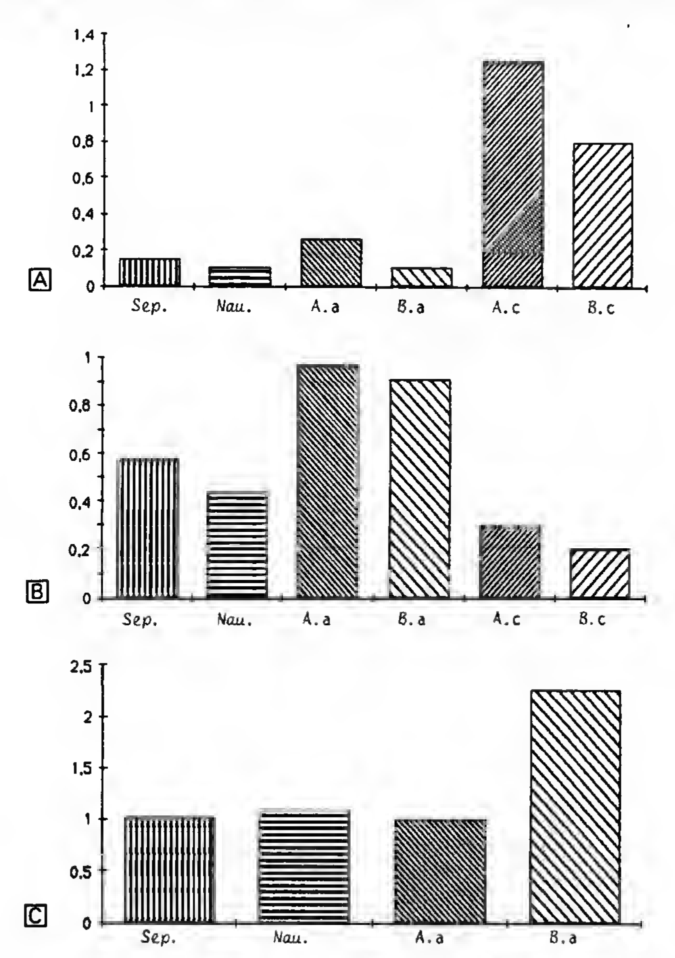


FIG. 4. — Diagrammes de rapports calculés d'après les chiffres du tableau I, pour les couches prismatiques externes : A : rapports en poids Mg/Ca 10^{-2} ; B : rapports en poids Sr/Ca 10^{-2} ; C : rapports mSr/mMg calculés pour les spécimens aragonitiques, exprimant le taux de substitution de Sr^{++} et Mg^{++} au Ca^{++} dans l'aragonite.
Sep : *Sepia* ; Nau : *Nautilus macromphalus* ; A.a : *Aulacoceras* aragonitique ; B.a : *Belopterina* aragonitique ; A.c : *Aulacoceras* calcitique ; B.c : *Belopterina* calcitique.

noter que ce rapport est en moyenne plus faible dans la calcite que dans l'aragonite (tabl. I et II). Il y a également peu de différence entre le coefficient de partage de Sr entre la calcite biogénique des Bivalves et celle issue des rostres initialement aragonitiques (tabl. I). Mais le coefficient pour la calcite expérimentale est de 0,14 ± 0,02 (BATHURST, 1975). La différence entre calcite sédimentaire et biogénique est trop faible pour une distinction à partir de ce

critère. En outre, cette valeur rentre dans l'intervalle du coefficient de partage de Sr de l'aragonite des Mollusques.

Les rostres calcitiques sont enrichis en Mn par rapport aux formes aragonitiques (fig. 3).

Bien que d'origine très différente, *Aulacoceras* et *Belopterina* présentent un net enrichissement en Fe et en S (fig. 3). Cependant, au cours des études de microstructure, aucune trace de

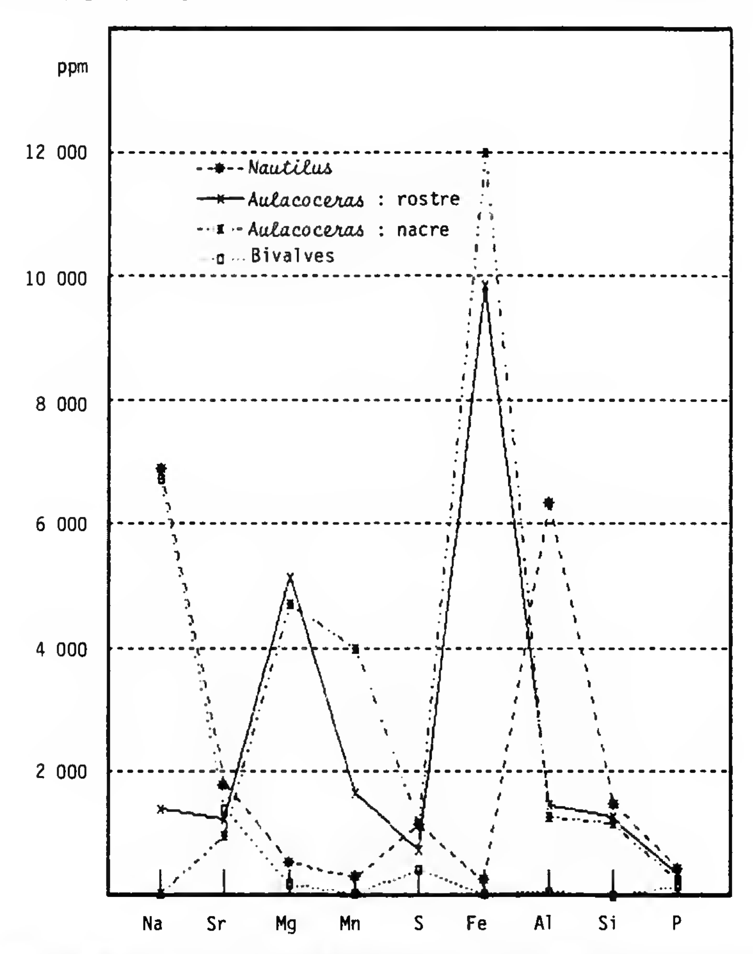


FIG. 5. — Comparaison des teneurs des éléments contenus dans les couches nacrées de *Nautilus macromphalus* (actuel, aragonite), de Bivalves actuels (aragonite, d'après MASUDA & HIRANO, 1980), d'*Aulacoceras* (calcitique) et de la couche prismatique externe (calcitique) d'*Aulacoceras*.

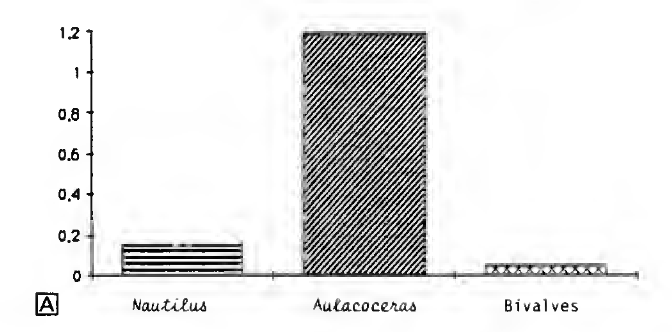
pyrite n'a pu être discernée, et ces deux éléments ne sont pas dans les proportions correspondant à ce minéral. Il n'y a pas de différence notable dans les quantités de Si et Al avec les rostres aragonitiques.

Malgré la conservation au moins partielle de la structure lamellaire, la coloration de Feigl indique que la couche nacrée du phragmocône d'*Aulacoceras* est transformée en calcite. Les analyses élémentaires localisées le confirment (tabl. II). Les teneurs en éléments chimiques

sont, dans cette couche nacrée, semblables à celles des rostres calcitiques du même taxon (fig. 5). Par contre elles diffèrent très nettement de celles de la nacre d'un nautile actuel ou de la nacre des Bivalves (MASUDA & HIRANO, 1980) (fig. 5 ; tabl. II). Malheureusement les *Belopterina* calcitiques étaient totalement dépourvues des couches de phragmocône. Une comparaison du mode de conservation et de l'évolution diagénétique selon la structure de la couche n'est donc pas possible dans le cadre de cette étude.

TABLEAU II. — Comparaison des teneurs en Mg et Sr dans les couches nacrées du nautile (aragonite), d'*Aulacoceras* (calcite secondaire) et des Bivalves (d'après MASUDA & HIRANO 1980). (Les abréviations sont identiques à celles du tableau I.)

	Mg/Ca	Sr/Ca	mMg/mCa	mSr/mCa	mSr/mMg	K'^{A}_{Mg}	K'^{A}_{Sr}
Nautilus	0,15	0,49	0,24	0,22	0,93	0,47	0,26
Aulacoceras	1,19	0,24	1,99	0,11		3,82	0,13
nacre (1)	0,05	0,36	0,09	0,17	1,89	0,17	0,19



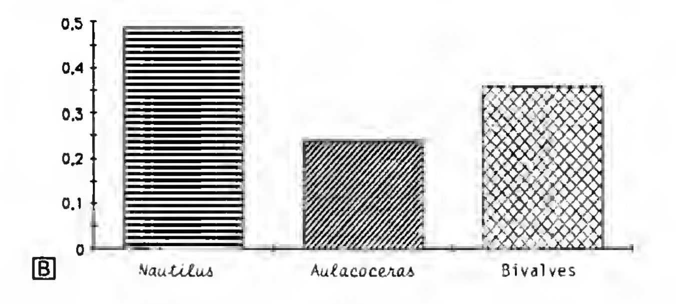


FIG. 6. — Diagrammes de rapports calculés d'après les chiffres du tableau II, pour les couches nacrées aragonitiques (*Nautilus macromphalus*, Bivalves d'après MASUDA & HIRANO, 1980) et en calcite secondaire (*Aulacoceras*) : A : rapports en poids Mg/Ca 10^{-2} ; B : rapports en poids Sr/Ca 10^{-2}.

IV. DISCUSSION

La comparaison des résultats de l'analyse de la morphologie des éléments composant les rostres de *Belopterina* et d'Aulacocéridés, de leur composition minéralogique et chimique élémentaire apporte des informations sur l'état de conservation des spécimens, sur les modalités de la diagenèse aragonite-calcite dans les squelettes, mais aussi d'ordre paléontologique, susceptibles d'être utilisées en systématique et phylogénie.

État de conservation

a — *Corrélation morphologie-composition*

Les rostres d'*Aulacoceras* et de *Belopterina*, issus de gisements d'âge, de localisation géographique et de milieu différents, montrent une corrélation entre l'état de conservation morphologique des éléments squelettiques, leur minéralogie et leur composition chimique. Les spécimens dont les fibres semblaient, d'après leur morphologie comparée à celle d'un rostre actuel (seiche), les plus proches de leur état initial sont en aragonite. L'aragonite d'*Aulacoceras* a une composition similaire à celle des couches équivalentes chez les Céphalopodes actuels, tandis que celle de *Belopterina* est, de ce point de vue, plus proche d'une aragonite sédimentaire.

b — *Corrélation diagenèse-processus de biominéralisation*

L'apparition des couches calcitiques selon une rythmicité régulière, proche de ce qui est connu chez les Mollusques actuels, révèle une disposition périodique d'origine biologique, non visible sur les fibres les plus proches de leur état initial. Les processus diagénétiques sont donc au moins partiellement induits par les caractéristiques microstructurales des éléments squelettiques. Au stade le plus évolué de la diagenèse dans les spécimens, les grands cristaux de calcite ne présentent plus aucune trace de la structure initiale.

La corrélation observée dans les rostres entre la conservation de la minéralogie des éléments squelettiques, de leur composition chimique et de leurs caractéristiques morphologiques ne semble pas exister pour les couches nacrée et prismatique internes du phragmocône chez *Aulacoceras*. En effet si la nacre montre la structure habituelle chez les Dibranchiaux (Dauphin & Keller, 1982), la coloration de Feigl et les analyses indiquent sa nature calcitique (tabl. II ; fig. 5) ; il en est de même pour la couche prismatique interne. En l'état actuel des données, il est difficile de préciser si cette différence de comportement des couches est due à leur structure ou à leur position dans la coquille (couches nacrée et prismatique sont relativement protégées du milieu externe par le rostre). L'absence de ces couches chez *Belopterina* ne permet pas de comparaison.

Modalités de la diagenèse

Les stades intermédiaires entre rostres aragonitique et calcitique sont plus nombreux chez *Aulacoceras* que chez *Belopterina*. Les modalités de la diagenèse sont donc mieux appréhendées chez la forme triasique. Les « couches de croissance » (visibles sous forme d'un espace qui peut localement demeurer vide ou, plus fréquemment, comblé par une couche calcitique dépourvue de structure suggérant une origine biologique) et la fusion des fibres en éléments plus gros, ne modifiant pas de façon sensible la minéralogie ou la composition chimique, ne se rencontrent pas dans une même zone. Il est donc malaisé de déterminer leur ordre d'apparition. Les fibres originelles ont été probablement englobées dans une aragonite de précipitation qui, en obturant les structures squelettiques, les a, dans certains rostres, protégées des circulations d'eau. L'existence de cette aragonite de précipitation est confirmée par les dépôts de fibres sur des structures diverses (tests de lamellibranches notamment : Dauphin & Cuif, 1980, pl. 13 fig. 10-12).

Dans les rostres calcitiques, la disposition générale en secteurs radiaires est conservée, et l'on peut observer des vestiges des fibres aragonitiques et de la zonation de croissance. Autre zone sensible à la diagenèse : la ligne apicale du rostre postalvéolaire. Peu visible chez *Atractites* et *Aulacoceras*, ce phénomène apparaît clairement chez *Prographularia* : la ligne apicale est occupée par des cristaux rhomboédriques qui incorporent progressivement les couches fibreuses aragonitiques (pl. II c) (voir aussi Dauphin & Cuif, 1980, pl. 5 fig. 2-3). Les limites entre les secteurs d'*Aulacoceras* montrent également des débuts de recristallisation (Dauphin & Cuif, 1980, pl. 13 fig. 5). L'absence de structure radiaire chez *Atractites*, et donc de surfaces de discontinuité, n'a pas permis le développement de cet aspect de la diagenèse.

Les rostres aragonitiques de *Belopterina* possèdent, notamment au niveau du « cœur » (ligne apicale), de nombreuses lacunes. Si la structure en replis irréguliers provoque l'existence de ces lacunes, elles ont été très vraisemblablement élargies par la diagenèse, ainsi que les contacts entre les feuillets longitudinaux dont la disposition rappelle celle des trabécules des Madréporaires. Les rostres calcitiques de *Belopterina* confirment que ces discontinuités entre replis et feuillets constituent des zones privilégiées favorisant les circulations d'eau et la recristallisation, puisque l'on y observe de la calcite en grands cristaux irréguliers. Que les rostres soient aragonitiques ou calcitiques, si l'on observe des phénomènes de dissolution au niveau des « couches de croissance », le résultat final de la diagenèse est de rendre plus compacte la structure. En effet, alors que les fibres initiales aragonitiques sont seulement juxtaposées (avec des nombreuses lacunes chez *Belopterina* à cause de la disposition contournée des feuillets), les gros prismes cannelés aragonitiques sont parfaitement jointifs. Lorsque des vestiges de fibres aragonitiques demeurent visibles dans une masse calcitique, celle-ci est compacte. La structure finale est une sparite.

Comme dans les faciès triasiques de Saint-Cassian (Scherer, 1977), il y a au moins deux types de modifications dans les rostres d'Aulacocéridés :

— transformation (en milieu humide *in situ*) de l'aragonite en calcite riche en Fe, avec ou sans perte des microstructures squelettiques ;

— recristallisation de l'aragonite primaire squelettique en une aragonite secondaire, avec changement de taille des éléments minéraux.

Comme chez les Cnidaires à structure trabéculaire, ces transformations commencent généralement par le centre des sphérolites.

Chez *Belopterina*, l'aragonite est moins riche en Fe que celle du rostre d'*Aulacoceras* alors que la calcite de *Belopterina* contient plus de Fe qu'*Aulacoceras* (fig. 3) ; d'autre part, aucune « fusion » des fibres en éléments plus gros n'a été constatée. Par sa morphologie, l'aragonite des rostres de *Belopterina* ne semble pas avoir été recristallisée en une aragonite secondaire qui aurait protégé et obturé les structures. Cependant, ses caractéristiques chimiques (mSr/mMg notamment) sont plus proches de celles d'une aragonite sédimentaire que squelettique. Dans l'ensemble, les vestiges des structures initiales dans les rostres calcitiques sont moins nets que chez les Aulacocéridés. Ces échantillons de *Belopterina* n'ont pas été trouvés en place dans le sédiment ; l'absence de recristallisation ne peut ainsi être confirmée.

La présence de reliques de la structure initiale dans la calcite est généralement caractéristique d'une transformation *in situ*. Le fait que la grande majorité des fossiles de ces faciès du Trias ou de l'Éocène ait conservé structure et minéralogie initiales semble indiquer que ces échantillons n'ont pas été soumis à un contact avec de l'eau douce (nappes phréatiques ou eau d'infiltration météorique).

Implications paléontologiques

Lorsque Jeletzky (1966) a introduit les critères microstructuraux et minéralogiques dans les diagnoses des Coléoïdes, il était « bien établi » que la calcite des rostres de bélemnites était primaire. À tel point que tout Coléoïde possédant de l'aragonite dans le rostre était presque immédiatement attribué à un autre ordre que celui des Belemnitida. Cependant, en 1971, Spaeth décrivait des rostres de *Neohibolites minimus* dont la composition minéralogique était mixte : des couches prismatiques aragonitiques alternaient régulièrement avec des couches de calcite (Spaeth, 1971, pl. I fig. 5). Disposition, structure et épaisseur de ces couches chez *Neohibolites* sont remarquablement similaires à ce qui existe chez les Aulacocéridés du Trias. L'origine primaire de l'aragonite des rostres des « vraies » bélemnites a été confirmée par des découvertes plus récentes (Bandel, Engeser & Reitner, 1984 ; Barskov, 1985). Les bases de l'hypothèse de Jeletzky (1966), opposant le rostre des Belemnitida avec ses grosses fibres radiaires de calcite primaire à celui des Aulacocerida composé de petits cristaux aragonitiques ou calcitiques radiaires et d'une abondante matrice organique, ne correspondent plus aux données actuelles. Or, Jeletzky en concluait que le rostre des Belemnitida n'était pas homologue de celui des Aulacocerida, ces deux taxons n'étant donc pas en filiation directe comme le supposaient les hypothèses classiques. La présence d'aragonite dans les rostres de bélemnites rend difficile le maintien de la théorie de Jeletzky sur une double origine des Bélemnoïdes.

Une autre conséquence de la composition aragonitique du rostre des Bélemnoïdes concerne l'homologie de ce rostre avec la coquille externe de type nautile ou ammonite (fig. 7). En effet, l'origine primaire de la calcite du rostre était l'une des justifications majeures de l'origine secondaire, néoformée, du rostre des bélemnites par rapport aux coquilles externes. Là aussi la structure aragonitique du rostre des bélemnites remet en cause cette interprétation (Dauphin, 1983, 1984*a*).

Bien que l'utilisation systématique et paléontologique de la structure des coquilles de

Céphalopodes pose donc un certain nombre de problèmes, il n'en reste pas moins que les caractères microstructuraux des tests (morphologie des éléments, minéralogie et composition chimique) apportent des données complémentaires permettant de suppléer à l'insuffisance des seuls caractères morphologiques de la coquille, surtout pour les Coléoïdes connus le plus souvent par leur seul rostre. Le plus délicat est la reconnaissance de l'état de conservation des structures, point jusqu'ici trop souvent négligé.

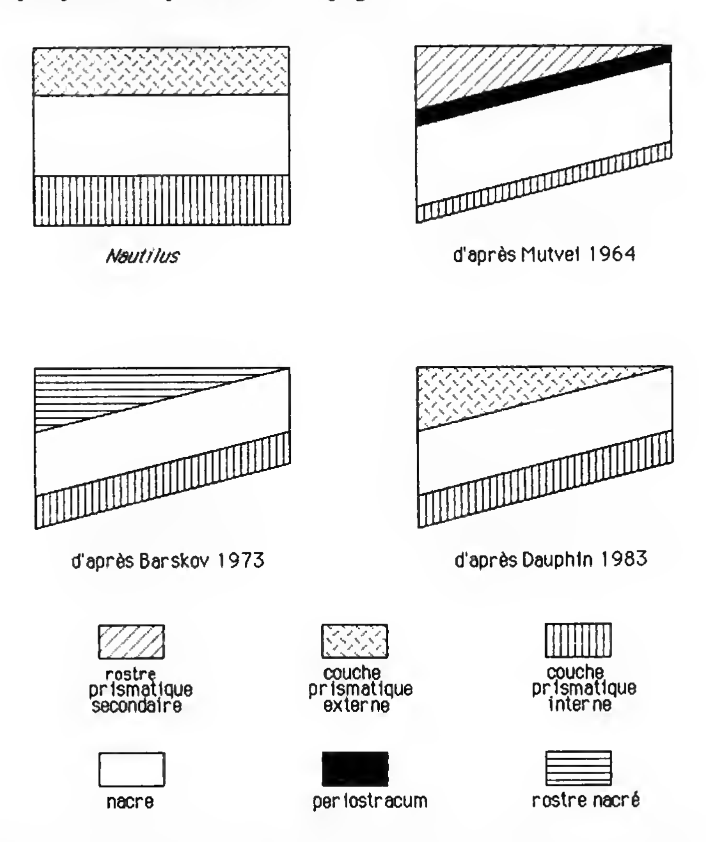


FIG. 7. — Principales hypothèses sur les homologies des couches entre les coquilles externes (*Nautilus*) et internes de type bélemnite.

V. CONCLUSIONS

Dans ces rostres du Trias et de l'Éocène, il y a une corrélation claire entre la conservation morphologique des éléments microstructuraux d'une part et la minéralogie et la composition chimique d'autre part quand on considère les deux pôles de conservation : les fibres les mieux conservées sont en aragonite, la calcitisation peut aboutir à une destruction complète des structures. Toutefois les étapes intermédiaires de la diagenèse montrent que la structure peut

être conservée localement en dépit de la transformation en calcite, tandis que la présence d'aragonite n'exclut pas une recristallisation. Ces échantillons présentent des exemples des deux cas de modifications décrits en introduction, le plus souvent considérés comme exclusifs.

La calcite de recristallisation de l'aragonite squelettique ne ressemble pas aux calcites biogéniques des autres Mollusques. Dans les quelques rostres analysés ici, les gros prismes réguliers calcitiques que l'on observe, avec des aspects variés (DAUPHIN, 1984*b*) chez les bélemnites, paraissent absents. Mais la disposition en secteurs radiaires longitudinaux des *Aulacoceras*, à laquelle se superposent chez *Belopterina* des replis nombreux, n'est pas favorable à la mise en place de prismes continus allant de la ligne apicale à la périphérie du rostre. Bien que limitée à *Aulacoceras*, la comparaison de l'évolution de l'aragonite de la nacre et des prismes du rostre en calcite ne montre pas de différence essentielle en ce qui concerne les éléments analysés. Cette étude confirme que l'utilisation du rapport mSr/mMg permet notamment de différencier les aragonites squelettiques, ayant subi ou non une légère diagenèse aragonite/aragonite, des aragonites de précipitation directe. Il apparaît aussi que ces divers types d'aragonite se distinguent plus nettement par les teneurs en Mg (et les rapports qui en découlent), que par les teneurs en Sr.

Les faciès dont proviennent ces fossiles sont très différents, à la fois par leur âge et par leur milieu. En effet, le Trias de Turquie est un milieu récifal riche en Madréporaires, Spongiaires et Algues. Il renferme également quelques ammonites et dibranchiaux, ainsi que quelques rares Échinodermes. Ces fossiles sont contenus dans des blocs calcaires compacts isolés les uns des autres dans une formation marneuse (CUIF, 1976). Bien que la localisation de l'une des *Belopterina* soit incertaine, l'Éocène marin français ne comportait pas de récifs. En outre, l'évolution géologique de ces deux régions n'a rien de commun. Les Aulacocéridés montrent divers stades de transition entre les rostres aragonitiques et calcitiques, stades moins nombreux chez *Belopterina*. Toutefois, la transformation maximale dans les deux cas est la mise en place d'une sparite avec disparition de la structure initiale. Dans l'état actuel des connaissances, il n'est pas possible de préciser si la phase carbonatée a eu un rôle prédominant sur la phase organique ou inversement dans le mode de conservation des spécimens.

Du point de vue paléontologique, l'étude des modifications structurales, minéralogiques et chimiques des rostres de Coléoïdes permet d'apporter des précisions sur la composition initiale des coquilles de Céphalopodes. La reconnaissance des structures squelettiques primaires est en effet indispensable à toute comparaison et à toute proposition de lignées phylétiques reposant (même partiellement) sur les critères microstructuraux. Par la remarquable conservation de leurs structures, les fossiles aragonitiques du Trias de Turquie représentent des références de choix pour les Algues, Spongiaires, Cnidaires et Mollusques.

Remerciements

Je remercie MM. J. C. FISCHER et P. BRÉBION, de l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, qui ont bien voulu me confier plusieurs spécimens de *Belopterina* pour cette étude, M. J. P. LOREAU, du laboratoire de Géologie du Muséum national d'Histoire naturelle, et M. J. P. CUIF, du laboratoire de Pétrologie sédimentaire et Paléontologie de l'Université Paris 11, pour la lecture critique de ce manuscrit.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BANDEL, K., 1985. — Composition and ontogeny of *Dictyoconites* (Aulacocerida, Cephalopoda). *Paläont. Z.*, **59** (3-4) : 223-244.

BANDEL, K., T. ENGESER & J. REITNER, 1984. — Die Embryonalentwicklung von *Hibolites* (Belemnitida, Cephalopoda). *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **167** (3) : 275-303.

BARSKOV, I. S., 1973. — Microstructure of the skeletal layers of *Sepia* and *Spirula* compared with the shell layers of other Mollusks. *Paleont. J.*, **3** : 285-294.

— 1985. — Résultats essentiels de l'analyse microstructurale des squelettes de Mollusques Céphalopodes. *In* : Mollusques Céphalopodes fossiles — tendances fondamentales de la recherche. SHIMANSKYI & MIKHAILOVA ed., Akad. Nauk CCCP, p. 18-24 (en russe).

BATHURST, R. G. C., 1975. — Carbonate sediments and their diagenesis. Developments in sedimentology 12, Elsevier publ. C°., Amsterdam, 658 p.

BUCHARDT, B., & S. WEINER, 1981. — Diagenesis of aragonite from Upper Cretaceous ammonites : a geochemical case-study. *Sedimentology*, **28** : 423-438.

CUIF, J. P., 1972. — Note sur des Madréporaires triasiques à fibres aragonitiques conservées. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **274** : 1272-1275.

— 1973. — Histologie de quelques Sphinctozoaires (Porifères) triasiques. *Géobios*, **6** (2) : 115-125.

— 1976. — Arguments pour une relation phylétique entre les Madréporaires triasiques et ceux du Trias. Implications systématiques de l'analyse microstructurale des Madréporaires triasiques. *Mém. Soc. géol. Fr.*, N.S., **56** (129) : 54 p.

CUIF, J. P., Y. DAUPHIN & R. LEFÈVRE, 1977. — Rapports de la localisation du strontium, du magnésium et du sodium avec la minéralogie et la microstructure de trois rostres de bélemnitidés triasiques. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **285** : 1033-1036.

CUIF, J. P., Y. DAUPHIN, R. LEFÈVRE & M. T. VÉNEC-PEYRÉ, 1977. — Microanalyse ionique de quelques biominéralisations carbonatées. *J. Microsc. Spectrosc. Électr.*, **2** (3) : 313-317.

CUIF, J. P., & Y. DAUPHIN, 1979. — Minéralogie et microstructures d'Aulacocerida (Mollusca, Coleoidea) du Trias de Turquie. *Biomineralization*, **10** : 70-79.

CUIF, J. P., Y. DAUPHIN, D. FLAMAND, B. FRÉROTTE & P. GAUTRET, 1986. — La mesure localisée du soufre comme indicateur de l'origine et de l'état diagénétique des biocristaux carbonatés. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. II, **303** (3) : 251-256.

CUIF, J. P., & R. LEFÈVRE, 1974. — Étude par microanalyse ionique de l'évolution diagénétique d'Algues Solénopores triasiques. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **278** : 2263-2266.

DAUPHIN, Y., 1981. — Microstructures des coquilles de Céphalopodes. II. La seiche (Dibranchiata, Decapoda). *Palaeontographica*, A, **176** : 35-51.

— 1982. — Analyse microstructurale d'un *Aulacoceras* (Mollusca-Coleoidea) juvénile du Trias de Turquie. *Paläont. Z.*, **56** (1-2) : 53-75.

— 1983. — Microstructures du phragmocône du genre triasique *Aulacoceras* (Cephalopoda-Coleoidea). — Remarques sur les homologies des tissus coquilliers chez les Céphalopodes. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **165** (3) : 418-437.

— 1984*a*. — Apport de l'analyse microstructurale au problème de l'homologie des tissus coquilliers chez les Céphalopodes. *Annls Paléont.* (Vert. Invert.), **70** (2) : 87-113.

— 1984*b*. — Étude de la variabilité microstructurale des rostres de bélemnites à partir de spécimens provenant d'un sondage DSDP (leg 36 site 330) de l'Atlantique Sud. *Revue Paléobiol.*, **3** (2) : 191-203.

— 1985. — Implications of a microstructural comparison in some fossil and recent coleoid cephalopod shells. *Palaeontographica*, A, **191** (1-3) : 69-83.

— 1986. — Microstructure des coquilles de Céphalopodes : la partie apicale de *Belopterina* (Coleoidea). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4ᵉ sér., **8**, sect. C, (1) : 53-75.

— 1987. — Les microstructures des rostres de Céphalopodes. VIII. Apport de la microanalyse localisée pour l'interprétation de l'état diagénétique des rostres d'Aulacocéridés (Trias-Turquie). *Palaeontographica*, **199** (4-6) : 217-231.

DAUPHIN, Y., & J. P. CUIF, 1980. — Implications systématiques de l'analyse microstructurale des rostres de trois genres d'Aulacocéridés triasiques (Cephalopoda-Coleoidea). *Palaeontographica*, A, **169** : 28-50.

DAUPHIN, Y., & J. P. KELLER, 1982. — Mise en évidence d'un type microstructural coquillier spécifique des Céphalopodes dibranchiaux. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **294**, sér. II : 409-412.

DEGENS, E. T., D. W. SPENCER & R. H. PARKER, 1967. — Paleobiochemistry of molluscan shell protein. *Comp. Biochem. Physiol.*, **20** : 553-579.

GAUTRET, P., 1985. — Organisation de la phase minérale chez *Vaceletia crypta* (Vacelet), Démosponge, Sphinctozoaire actuelle. Comparaison avec des formes aragonitiques du Trias de Turquie. *Geobios*, **18** (5) : 553-562.

— 1986. — Utilisation taxonomique des caractères microstructuraux du squelette aspiculaire des Spongiaires. Étude du mode de formation des microstructures attribuées au type sphérolitique. *Annls Paléont.* (Vert.-Invert.), **72** (2) : 75-110.

GRANDJEAN, J., C. GRÉGOIRE & A. LUTTS, 1964. — On the mineral components and the remnants of organic structures in shells of fossil molluscs. *Bull. Acad. r. Belg.*, Cl. Sci., sér. 5, **50** : 526-595.

GRÉGOIRE, C., 1958. — Essai de détection au microscope électronique des dentelles organiques dans les nacres fossiles (ammonites, céphalopodes, gastéropodes et pélécypodes). *Archs int. Physiol. Biochim.*, **66** (4) : 674-677.

— 1959. — Conchiolin remnants in mother-of-pearl from fossil Cephalopoda. *Nature*, **10** (4693) : 1157-1158.

— 1966. — Experimental diagenesis of the *Nautilus* shell. *Proc. 3th int. conf. Adv. inorg. Geochem.*, p. 421-433.

— 1968. — Experimental alteration of the *Nautilus* shell by factors involved in diagenesis and metamorphism. Pt I-Thermal changes in conchiolin matrix of mother-of-pearl. *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, **44** : 25 p.

GRÉGOIRE, C., & M. F. VOSS-FOUCART, 1970. — Proteins in shells of fossil Cephalopods (Nautiloids and Ammonoids) and experimental simulation of their alterations. *Archs int. Physiol. Biochim.*, **78** (2) : 191-203.

HALLAM, A., & N. B. PRICE, 1966. — Strontium contents of recent and fossil aragonitic cephalopod shells. *Nature*, **12** (5057) : 25-27.

HARRIS, R. C., 1965. — Trace element distribution in molluscan skeletal material. I-magnesium, iron, manganese and strontium. *Bull. mar. Sci.*, **15** (2) : 265-273.

KOBAYASHI, I., 1980. — Various patterns of biomineralization and its phylogenetic significances in Bivalves Molluscs. *In* : The mechanims of biomineralization in animals and plants. M. OMORI & N. WATABE ed., Tokyo, Tokai Univ. Press, p. 145-155.

LAGHI, G. F., G. MARTINELLI & F. RUSSO, 1984. — Localization of minor elements by EDS microanalysis in aragonitic sponges from the St Cassian Beds, Italian Dolomites. *Lethaia*, **17** : 133-138.

LAND, L. S., 1967. — Diagenesis of skeletal carbonates. *J. sedim. Petrol.*, **37** (3) : 914-930.

LEUTWEIN, F., & R. WASKOWIAK, 1962. — Geochemische Untersuchungen an rezenter marinen Molluskenschalen. *N. Jb. Miner. Abh.*, **99** (1) : 45-78.

LOREAU, J. P., 1982. — Sédiments aragonitiques et leur genèse. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, n. s., sér. C, géologie, **47** : 312 p.

MASUDA, F., & M. HIRANO, 1980. — Chemical composition of some modern marine pelecypod shells. *Sci. Rep., Inst. Geosci. Univ. Tsubuka*, sect. B, **1** : 163-177.

MILLIMAN, J. D., 1974. — Marine carbonates. Springer Verlag. ed., 375 p.

MUTVEI, H., 1964. — Remarks on the anatomy of recent and fossil Cephalopoda with description of the minute shell structure of Belemnoids. *Stockh. Contr. Geol.*, **11** (4) : 79-101.

— 1983*a*. — Ultrastructural evolution of molluscan nacre. *In* : Biomineralization and biological metal accumulation. P. WESTBROEK & E. W. DE JONG ed., Reidel Publ. C° : 267-271.

— 1983*b*. — Flexible nacre in the nautiloid *Isorthoceras*, with remarks on the evolution of cephalopod nacre. *Lethaia*, **16** : 233-240.

MUTVEI, H., Y. DAUPHIN & J. P. CUIF, 1985. — Observations sur l'organisation de la couche externe du test des *Haliotis* : un cas exceptionnel de variabilité minéralogique et microstructurale. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4ᵉ sér., **7**, sect. A (1) : 73-91.

SCHERER, M., 1977. — Preservation, alteration and multiple cementation of aragonitic skeletons from the Cassian Beds (U. Triassic, Southern Alpes) : petrographic and geochemical evidence. *N. Jb. Paläont. Abh.*, **154** (2) : 213-262.

SEGAR, A., J. D. COLLINS & J. P. RILEY, 1971. — The distribution of the major and some minor elements in marine animals. Part II. Molluscs. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **51** : 131-136.

SPAETH, C., 1971. — Untersuchungen and Belemniten des Formenkreises um *Neohibolites minimus* (Miller 1826) aus dem Mittel- und Uber- Alb Nordwestdeutschlands. *Beih. geol. Jb.*, **100** : 1-127.

SRIVASTAVA, N. K., 1975. — Early diagenetic changes in recent molluscan shells. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **148** (3) : 380-403.

VINOGRADOV, A. P., 1953. — The elementary chemical composition of marine organisms. Mem. 2, Sears Found. for Marine Res., 647 p.

VOSS-FOUCART, M. F., & C. GRÉGOIRE, 1971. — Biochemical composition and submicroscopic structure of matrices of nacreous conchiolin in fossil cephalopods (nautiloids and ammonoids). *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, **47** (41) : 42 p.

WHITE, A. F., 1977. — Sodium and potassium coprecipitation in aragonite. *Geochim. cosmochim. Acta*, **41** : 613-625.

Planche I

Aulacoceras aragonitique, Trias de Turquie

a — Coupe transversale dans le rostre postalvéolaire montrant la disposition générale en secteurs radiaires autour d'une zone centrale à couches concentriques. × 10.

b — Coupe transversale à la limite de deux secteurs, montrant la structure à base de fines fibres aragonitiques et la striation de croissance de chaque secteur. × 34.

c — Détail de la structure de deux secteurs dans un état proche de l'état initial : fines fibres aragonitiques sans striation de croissance. × 305.

d — Épaississement des fibres aragonitiques tendant à se regrouper en éléments plus gros — coupe transversale. × 1 105.

e — Fusion complète des fibres aragonitiques en gros prismes à faces latérales cannelées, toujours en aragonite — coupe longitudinale. × 720.

f — Coupe transversale montrant l'apparition de fines couches de calcite secondaire perpendiculaires à la direction générale des fibres aragonitiques primaires. × 3 000.

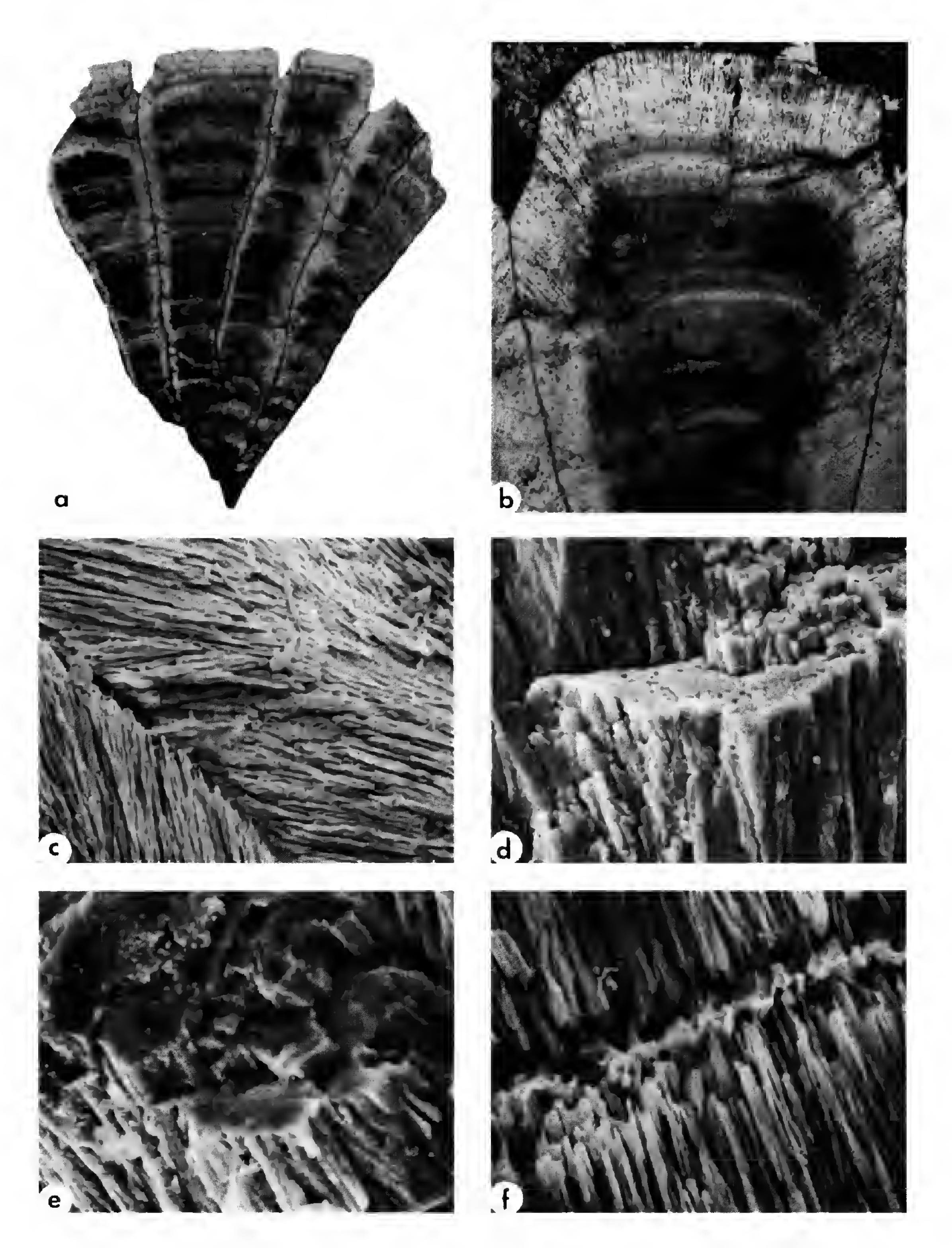


PLANCHE I

PLANCHE II

Aulacocéridés : structures calcitiques

a — Coupe transversale de la zone alvéolaire d'un *Aulacoceras* montrant la conservation de la disposition générale en secteurs radiaires du rostre (R) et la calcite (C) remplissant les chambres du phragmocône. × 11.

b — Détail de la structure d'un secteur radiaire avec des stries de croissance conservées. Les flèches indiquent les limites du secteur. Comparer avec la figure b de la planche I : coupe transversale. × 33.

c — Coupe transversale dans le rostre postalvéolaire de *Prographularia* (Trias) : la ligne apicale et la zone concentrique axiale sont occupées par de la calcite secondaire ayant détruit la structure initiale. La partie externe de la zone concentrique et le début des secteurs radiaires sont encore visibles. × 54.

d — *Aulacoceras* : coupe transversale dans la zone externe du rostre montrant des vestiges de fibres aragonitiques ayant conservé leur orientation initiale. × 3 420.

e — Même spécimen, aspect des vestiges des fibres initiales (F) noyées dans de la calcite dépourvue de toute structure d'origine biologique, sur la surface externe du rostre. × 5 630.

f — *Aulacoceras* : zone du rostre dans laquelle la calcite secondaire a remplacé et détruit les structures aragonitiques initiales — coupe transversale polie, HCl 0,1 N, 2 mn. × 755.

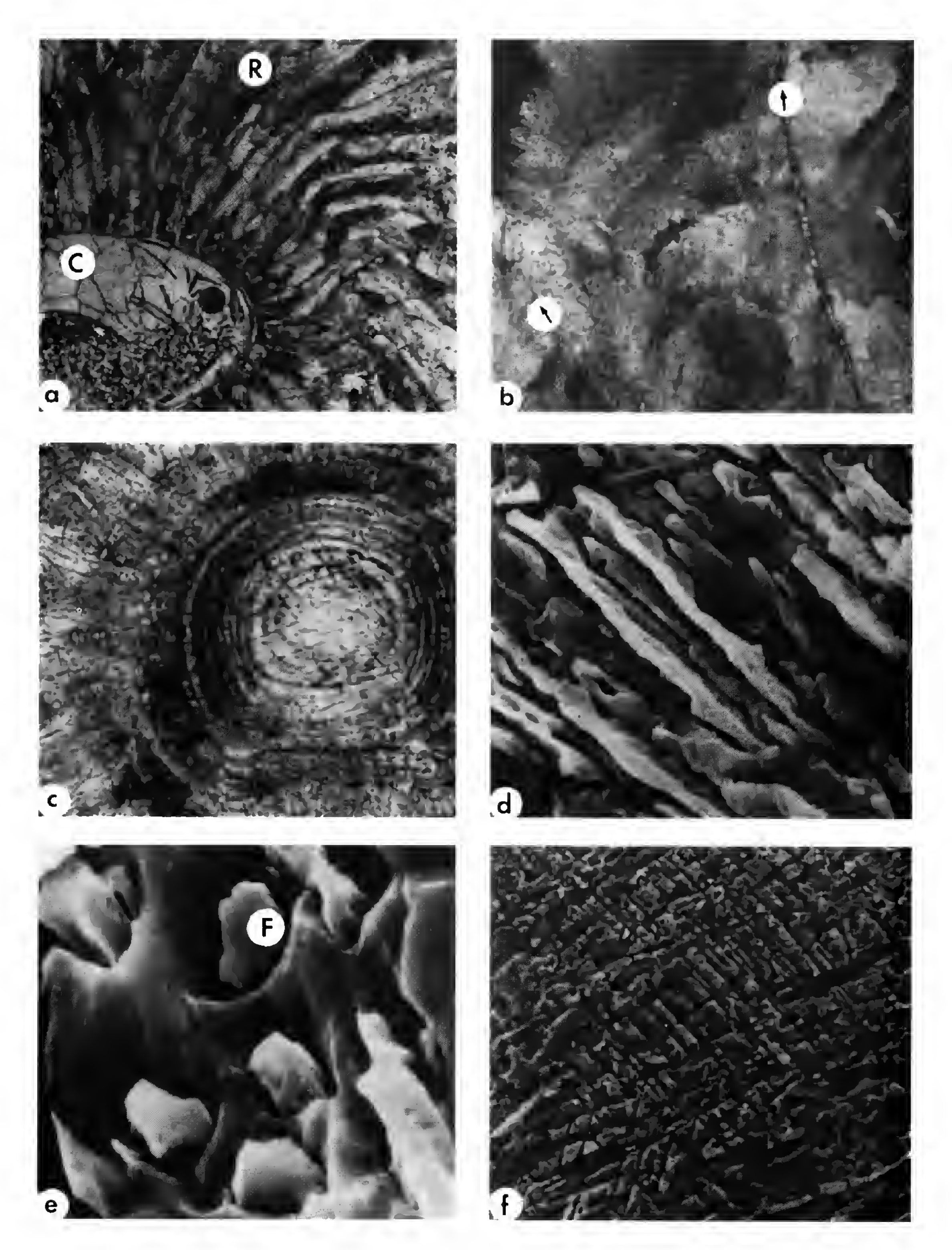


PLANCHE II

Planche III

Belopterina levesquei aragonitique, Éocène de France

a — Coupe transversale de la partie postalvéolaire dans la zone centrale (cœur) avec de nombreux replis irréguliers s'organisant vers l'extérieur en feuillets longitudinaux. × 25.

b — Détail de la disposition en feuilles de chêne des replis à structure fibreuse. × 260.

c — Structure fibreuse divergente dans un repli. Comparer avec la figure c de la planche I. × 850.

d — Détail de la disposition des fibres à la limite entre deux replis dans la zone centrale apicale du rostre. × 2 425.

e — Aspect des fibres dans la zone externe du rostre. × 2 520.

f — *Id.*, dans la zone externe dorsale. × 830.

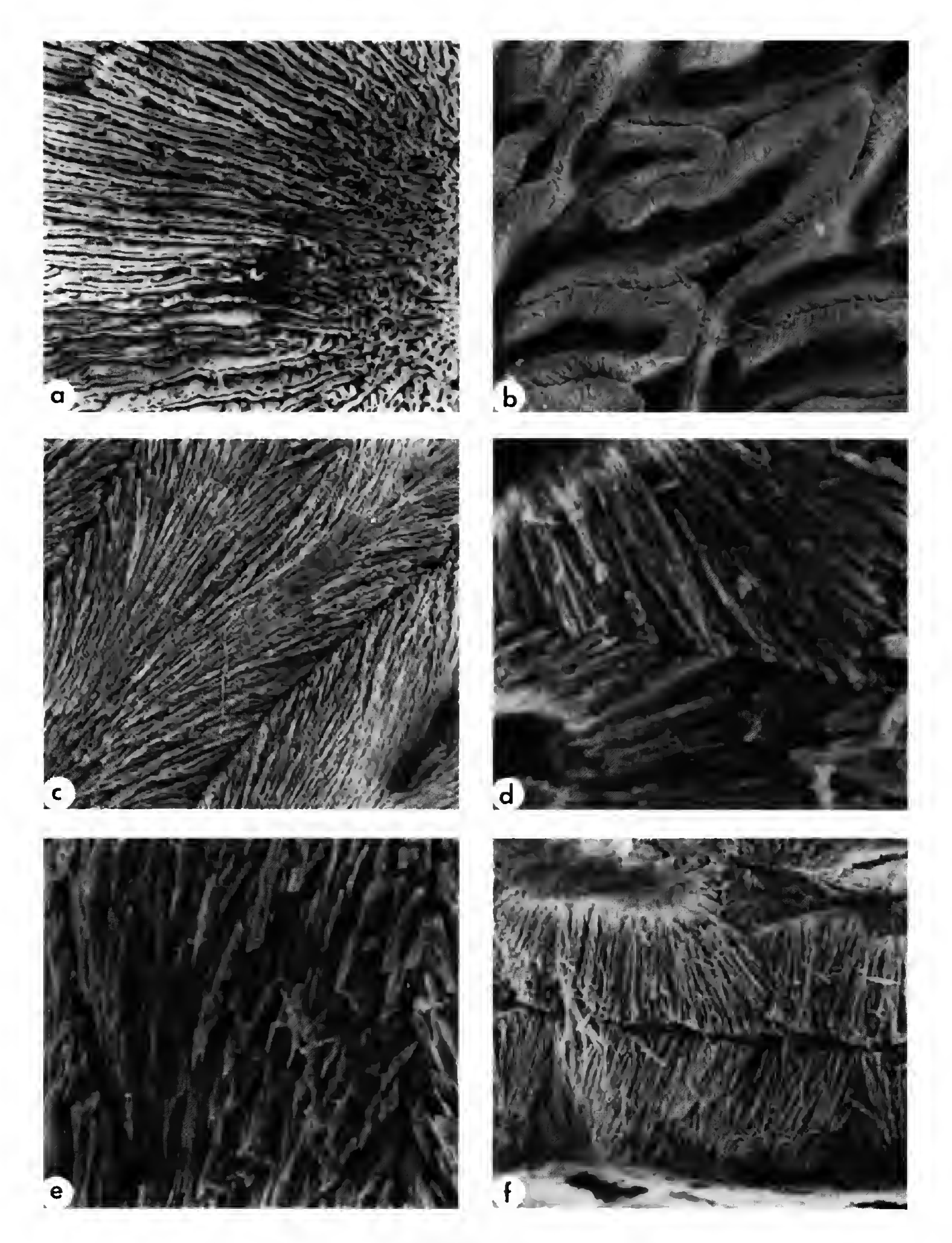


PLANCHE III

PLANCHE IV

Belopterina boriesi calcitique, Éocène de France

a — Coupe transversale d'un spécimen calcitique, ayant conservé la disposition en feuillets longitudinaux. × 95.

b — Coupe transversale sur la face dorsale du rostre montrant le développement d'une calcite secondaire dans les lacunes dans les axes des feuillets radiaires et entre ces feuillets — surface polie, HCl, 5 %, 25 s. × 120.

c — Coupe transversale : la calcite a détruit la structure initiale en feuillets radiaires et fibres à proximité de la zone alvéolaire. × 140.

d — Même spécimen que fig. b : détail de la conservation de l'orientation des fibres (flèches) dans un secteur radiaire. Comparer avec la figure d de la planche III. × 1 480.

e — Coupe longitudinale dorso-ventrale : la calcite a conservé des traces de l'orientation initiale des fibres aragonitiques (grandes flèches) et de la zonation de croissance (petites flèches). × 590.

f — Vestiges des fibres initiales à orientation conservée (flèches) noyées dans une calcite non structurée. Comparer avec la figure d de la planche III : coupe transversale polie, HCl, 5 %, 60 s. × 1 310.

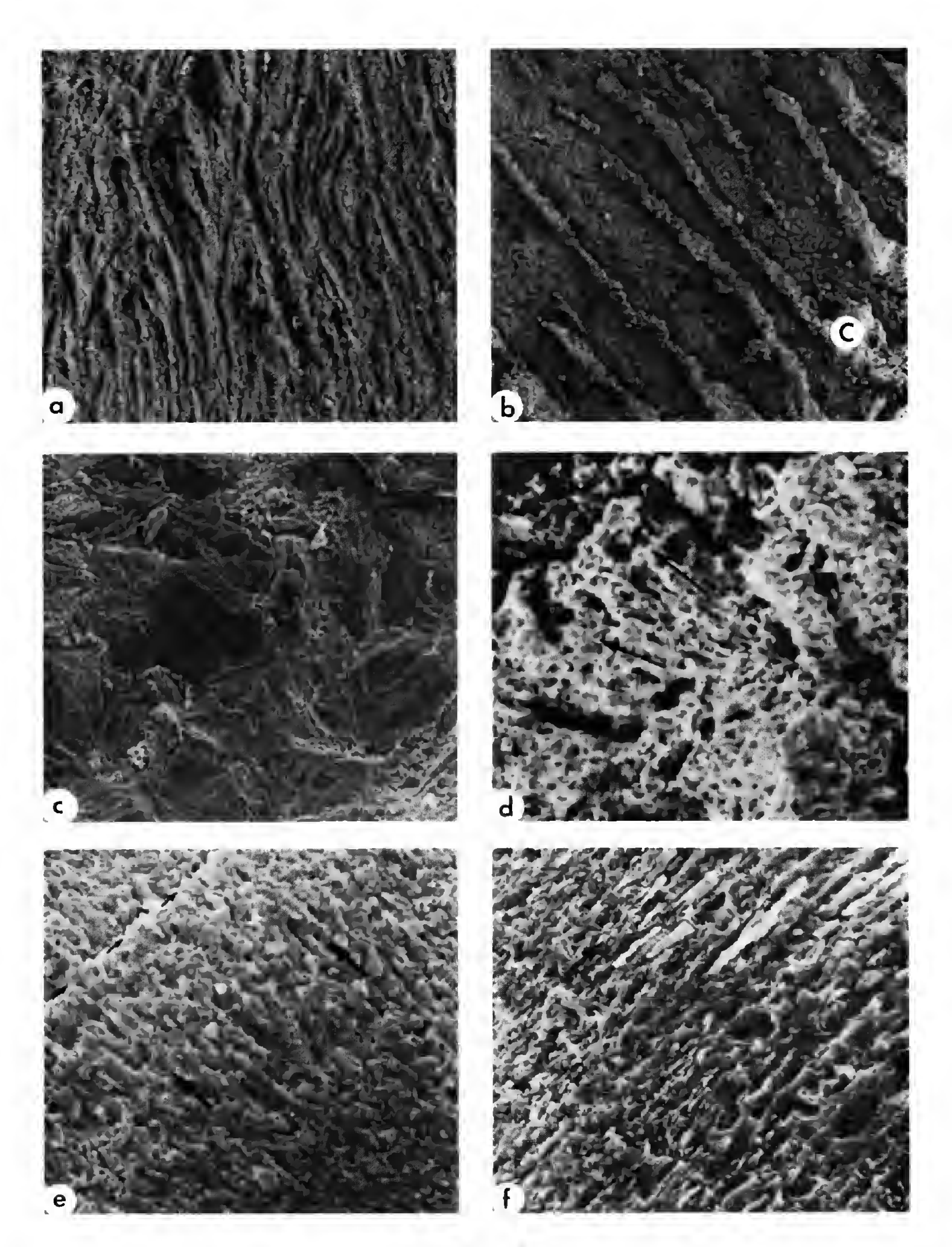


PLANCHE IV

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., **10**, 1988,
section C, n° 2 : 137-161

Échinoïdes de l'étage Mokattamien (Éocène moyen et supérieur) de la région du Grand Caire (Égypte)[1]

par Jean Roman et Amin Strougo

Résumé. — Vingt-deux espèces d'échinoïdes sont étudiées. *Coelopleurus coronalis* est signalé pour la première fois en Égypte. *Schizaster haleifiensis* nom. nov. est créé pour *S. humei* Lambert, 1932 (*non* Fourtau, 1909). *Heteroclypeus lucae* Lambert, *non* Desor, attribué par erreur au Miocène de France, est réuni à *Echinolampas africana* var. *fraasi*. Un dimorphisme sexuel précoce a été découvert chez *E. crameri*. La faune d'échinoïdes montre une coupure assez nette entre le Mokattamien inférieur et moyen (= Éocène moyen) et le Mokattamien supérieur (= Priabonien). Elle caractérise une province d'Afrique orientale et du Moyen-Orient dans le domaine téthysien.

Abstract. — Twenty-two species of echinoids are studied. *Coelopleurus coronalis* is recorded for the first time in Egypt. *Schizaster haleifiensis* nom. nov. is established for *S. humei* Lambert, 1932 (*non* Fourtau, 1909). *Heteroclypeus lucae* Lambert, *non* Desor, erroneously ascribed to the Miocene of France, is a synonym of *E. africana* var. *fraasi*. A sexual dimorphism develops early in *E. crameri*. The echinoid fauna shows a rather sharp break between the lower and middle Mokattamian Stage (= middle Eocene) and the upper Mokattamian Stage (= Priabonian). It indicates an East African and Middle East province in the Tethyan realm.

Mots-clés. — Echinoidea. Éocène moyen. Éocène supérieur. Mokattamien. Égypte. Région du Grand Caire. Biostratigraphie. Biogéographie.

J. Roman, *UA 12 du CNRS, Institut de Paléontologie du Muséum, 8 rue de Buffon, 75005 Paris.*
A. Strougo, *Université Ain Shams, Faculté des Sciences, Département de Géologie, Abbassia, Le Caire (Égypte).*

Introduction

Le premier ouvrage important sur les échinoïdes d'Égypte est celui de P. de Loriol (1880), consacré à ceux des « couches nummulitiques ». Ils proviennent pour une grande part du Mokattam et de ce que nous appelons la région du Grand Caire. Un bon nombre d'entre eux est conservé à l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. Celui-ci possède aussi les types décrits par V. Gauthier dans les premières publications de R. Fourtau et la collection J. Cuvillier. De plus ce sont surtout des savants de langue française (de Loriol, Gauthier, Fourtau, Lambert) qui ont étudié les échinoïdes de l'Égypte. Des récoltes récentes (A. S.) permettent donc de renouer avec une longue tradition. Le dernier ouvrage important sur le sujet remonte à plus de 50 ans (Lambert, 1932) ; il a été

1. Contribution au Programme international de corrélation géologique (PICG) n° 183.

suivi d'une courte note du même auteur en 1936. C'est l'occasion d'examiner les échinoïdes du Grand Caire à la lumière des conceptions actuelles en paléontologie et de donner leur position exacte dans les diverses subdivisions du Mokattamien.

STRATIGRAPHIE

La région dite du Grand Caire s'étend à l'est du fleuve du Nil, de la plaine d'Abbassia au nord jusqu'aux confins méridionaux de Helwan au sud et, à l'ouest du Nil, du massif d'Abu Roash à la bordure septentrionale du Fayum (fig. 1). Dans la partie nord-est du Grand Caire s'élèvent les collines du Gebel Mokattam, localité-type de l'étage Mokattamien, qui pour son fondateur (ZITTEL, 1883) serait approximativement équivalent au Lutétien d'Europe.

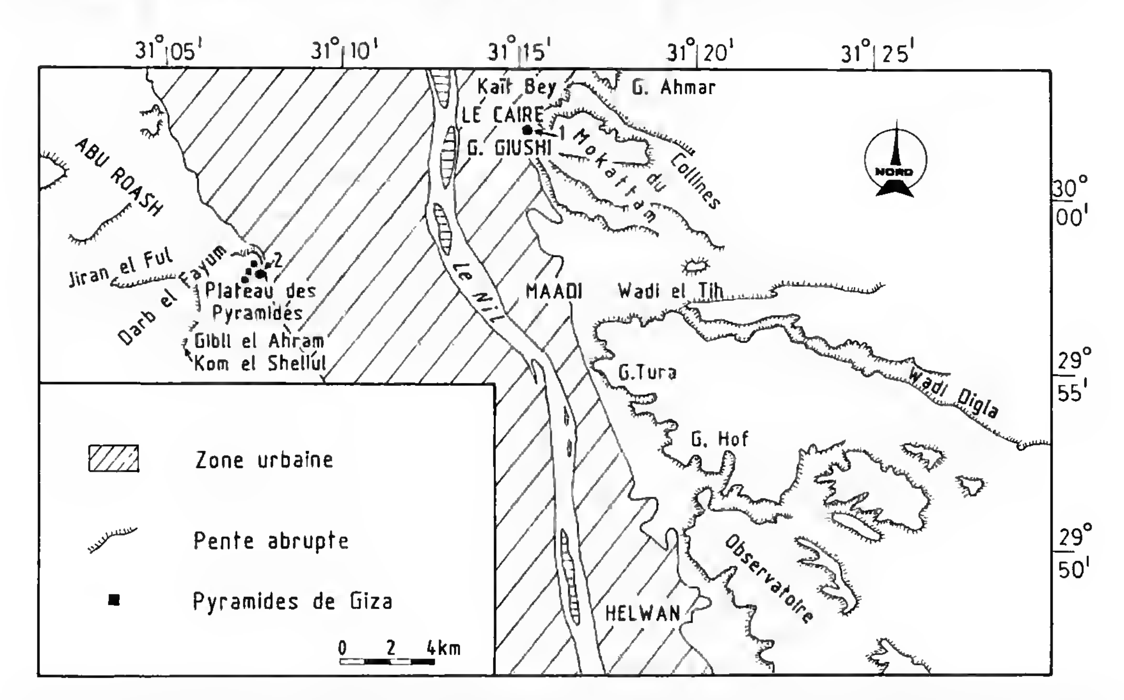


FIG. 1. — La région du Grand Caire. 1 : citadelle du Caire ; 2 : Sphinx. Abbassia, quartier au nord-est du Caire (en dehors du cadre du croquis), est situé à l'ouest du Gebel Ahmar et au nord de Kaït Bey (dessin F. PILARD).

Le Mokattamien est actuellement divisé en trois termes : inférieur, moyen et supérieur. Le Mokattamien inférieur (ou lmk) comprend la Mokattam Formation et la partie inférieure de l'Observatory Formation ; le Mokattamien moyen (ou mmk) comprend le sommet de l'Observatory Formation, la Qurn Formation et la Wadi Garawi Formation ; enfin la Wadi Hof Formation s'identifie au Mokattamien supérieur (ou umk). Chacun des termes du

Mokattamien est subdivisé à son tour en unités plus fines, à assemblages fauniques caractéristiques (tabl. I), qui autorisent des corrélations détaillées des deux côtés du fleuve du Nil dans la région du Grand Caire et avec d'autres secteurs du territoire égyptien.

TABLEAU I. — Répartition stratigraphique des échinoïdes du Mokattamien de la région du Grand Caire (dessin H. LAVINA).

Etages de l'Europe occidentale		Unités chronostratigraphiques locales		Unités lithostratigraphiques		Thylechinus humei	Porocidaris schmideli	Echinolampas perrieri	Echinolampas africana	Sismondia saemanni	Coelopleurus coronalis	Maretia sp.	Eupatagus formosus	Schizaster mokattamensis	Salenia cristata	Fibularia nigeriae	Schizaster africanus	Brissopsis lamberti	Brissopsis cf. lorioli	Echinocyamus sp. A	Amblypleurus douvillei	Fibularia luciani	Anisaster gibberulus	Schizaster cf. humei	Eupatagus cf. cairensis	Echinolampas crameri	Echinolampas globulus
Priabonien		Mokattamien sup. (umk)	4	Maadi Group	Wadi Hof Formation																		x			x	x
			3																				:			:	:
			2																		x	x	x	x	x	x	x
			1																		:	:	:				
Bartonien (Biarritzien)		Mokattamien moy. (mmk)	4		Wadi Garawi Formation					x											:	:	:				
			3		Qurn Formation					:										x	x	x	:				
			2	Observatory Formation	Giushi Member					:										:	:	x	x				
			1						x	:				x						:	:	?					
Lutétien	sup.	Mokattamien inf. (lmk)	5		Building Stone Member supérieur		x	x	x	x			x	x	x	x	x	x	x	x	x	x					
			4				:	:	x	:		x	x	x													
	moy.			Mokattam Formation	*Gizehensis* Member		x	:	x	:	x																
	inf.		3		Building Stone Member inférieur	x	x	x	x	x																	
			2		Membre non nommé																						

Il a été démontré récemment (STROUGO, 1986) que le membre le plus ancien du Mokattamien affleurant dans la région du Grand Caire est une unité lithostratigraphique non nommée, composée de calcaires à *Nummulites delaharpei* Said et *N. praediscorbinus* Schaub, située à la base du plateau des Pyramides de Gizeh. Cette séquence, épaisse d'une trentaine de mètres, est directement subordonnée au Lower Building Stone Member, affleurant au-dessous

de la Citadelle dans la région du Gebel Mokattam. Toutefois les couches à *N. delaharpei* sont un peu plus récentes que l'extrême base de l'étage Mokattamien (ou lmk1), qui n'affleure pas dans la région du Grand Caire, mais qui peut être étudiée en affleurement plus au sud dans la région de Minia. Ainsi le Mokattamien débuterait au Plateau des Pyramides dans la division lmk2 et à la localité-type (Gebel Mokattam) dans la division lmk3.

En ce qui concerne la position du Mokattamien dans l'échelle stratigraphique européenne, plusieurs schémas de corrélation ont été proposés depuis ZITTEL (FOURTAU, 1912, 1916; CUVILLIER, 1930; STROUGO, 1977, 1979, 1985, 1986; BOUKHARY & ABDELMALIK, 1983; STROUGO & BOUKHARY, 1987) et tous montrent que la partie supérieure du Mokattamien est indubitablement priabonienne, tandis que la limite inférieure du Mokattamien serait maintenant dans le Cuisien terminal ou le Lutétien basal (STROUGO, 1986). Cependant, la question de la position exacte de la limite Éocène moyen-Éocène supérieur dans la région du Grand Caire n'est pas réglée. En effet, tandis que les nummulites suggèrent une correspondance approximative entre Mokattamien inférieur et Lutétien, Mokattamien moyen et Bartonien (ou Biarritzien) et Mokattamien supérieur et Priabonien (STROUGO & BOUKHARY, 1987), les nannofossiles calcaires semblent situer la limite Bartonien-Priabonien à la base de mmk4 ou vers la partie supérieure de mmk3 (BASSIOUNI *et al.*, 1986) et les foraminifères planctoniques situeraient cette même limite au sein de mmk1 (ABDEL-KIREEM, 1985). Toutefois, STROUGO & BOUKHARY (1987) ont montré par de multiples arguments stratigraphiques et paléontologiques que cette dernière hypothèse n'était guère vraisemblable. Dans le présent travail nous adopterons ce point de vue et ferons donc débuter le Priabonien à la base du Mokattamien supérieur.

PALÉONTOLOGIE

La majorité des espèces d'échinoïdes existant dans la région du Grand Caire ont été créées à partir de spécimens récoltés là ou ailleurs en Égypte. Nous avons donc toujours indiqué la localité-type de ces espèces. Pour la synonymie, nous nous sommes limités généralement aux ouvrages dans lesquels chaque espèce est citée en Égypte pour la première fois.

Les divers genres d'échinoïdes récoltés dans la région du Grand Caire peuvent être distingués au moyen de la clé dichotomique suivante :

1 — Tubercules assez gros; forme générale circulaire 2
— Tubercules pour la plupart petits; forme générale allongée ou aplatie 6
2 — Largeur d'un ambulacre beaucoup plus petite que la moitié d'un interambulacre 3
— Largeur d'un ambulacre supérieure ou égale à la moitié d'un interambulacre 4
3 — Appareil apical conservé et à ornementation marquée .... *Salenia*
— Appareil apical non conservé (habituellement); radioles de grande taille .... *Porocidaris*
4 — Gros tubercules interambulacraires limités à la moitié inférieure du test .... *Coelopleurus*
— Tubercules interambulacraires présents de l'appareil apical au péristome 5
5 — Fossettes dans les ambulacres et les interambulacres; petite taille .... *Ambipleurus*
— Pas de fossettes; taille moyenne à grande .... *Thylechinus*

6 — Péristome circulaire ou régulièrement pentagonal ; périprocte beaucoup plus petit que le péristome 7
— Péristome plus large que long ; périprocte à peu près de la même grandeur que le péristome 9
7 — Forme générale très renflée ou globuleuse ; pas de formations squelettiques internes *Fibularia*
— Forme générale plutôt aplatie ; des formations squelettiques internes 8
8 — Pores madréporiques dans un sillon ; pores ambulacraires d'habitude conjugués . *Sismondia*
— Pores madréporiques pas dans un sillon ; pores ambulacraires non conjugués. *Echinocyamus*
9 — Périprocte transverse ; ambulacre impair pétaloïde ; pas de fasciole.......... *Echinolampas*
— Périprocte allongé ; ambulacre impair non pétaloïde ; au moins un fasciole 10
10 — Forme générale bombée ; un fasciole péripétale et un fasciole latéro-anal 11
— Forme générale aplatie ; un fasciole péripétale et un fasciole sous-anal ou seulement un fasciole sous-anal 12
11 — Tous les ambulacres très enfoncés ; échancrure antérieure généralement marquée *Schizaster*
— Ambulacres peu enfoncés ; pas d'échancrure antérieure .... *Anisaster*
12 — Un seul fasciole (sous-anal) .... *Maretia*
— Un fasciole sous-anal et un fasciole péripétale 13
13 — Pétales enfoncés, les postérieurs confluents .... *Brissopsis*
— Pétales superficiels, les postérieurs non confluents .... *Eupatagus*

Échinoïdes Réguliers

Porocidaris schmideli (Münster *in* Goldfuss, 1826)
(Pl. I, 9 et 18)

1880. *Porocidaris Schmidelii* Desor (*in* Münster) ; de Loriol : 61-66 ; pl. 1, fig. 1-15*a*.

Cinq exemplaires, segments de test. Gebel Mokattam, Building Stone Member supérieur ; Building Stone Member inférieur et Gizehensis Member.

Nos récoltes n'ont fourni que des segments de test. L'espèce est très facilement reconnaissable à la présence de fossettes allongées disposées radialement dans le scrobicule. Elles servaient probablement à l'insertion des muscles moteurs des piquants. Nous avons figuré le radiole correspondant à un gros tubercule, d'après un spécimen de l'Institut de Paléontologie du Muséum.

Répartition. — Tout le bassin méditerranéen et même au-delà : dans le sud-ouest de la France et au Sénégal, en Égypte, en Somalie, en Arabie (Dhofar : Roman *et al.*, à paraître) et à Madagascar. Tout l'Éocène.

Salenia cristata Fourtau, 1908

1908. *Salenia (Pleurosalenia) cristata* R. Fourtau, 1908 ; FOURTAU : 206-207 ; pl. 1, fig. 1-6.

LOCALITÉ-TYPE. — Massif du Mokattam, Gebel Giushi (niveau de la Pierre à bâtir : Baustein = Building Stone).

Deux exemplaires. Pyramides, Building Stone Member supérieur.

RÉPARTITION. — Égypte. Éocène moyen.

Thylechinus (Orthechinus) humei (Fourtau, 1913)

1913. *Orthechinus Humei* Fourtau, 1913 ; FOURTAU : 79-80 ; pl. 5, fig. 1-1*a*.

LOCALITÉ-TYPE. — Pied du Mokattam derrière le Bab el Wazir.

Trois exemplaires. Citadelle du Caire, Building Stone Member inférieur.

Les spécimens semblent se rapporter à *T. (O.) humei* plutôt qu'à *T. (O.) mokattamensis* (Cotteau), de l'Éocène moyen du Mokattam. En effet, ils présentent une ornementation assez vigoureuse avec, à l'ambitus, dans les ambulacres, deux ou trois colonnes de tubercules (il y en a quatre chez le type d'*humei*) et, dans les interambulacres, au maximum huit colonnes de tubercules (dix chez le type d'*humei*). Chez *mokattamensis* il n'y a que deux colonnes de tubercules ambulacraires et six colonnes de tubercules interambulacraires. En fait il est probable qu'il s'agit d'une seule et même espèce assez variable.

RÉPARTITION. — Égypte. Éocène moyen.

Coelopleurus coronalis (Klein *in* Leske, 1778)
(Pl. 1, 16, 17)

1778. *Cidaris coronalis* Klein *in* Leske : 136 ; pl. 8, fig. A, B.
1857. *Coelopleurus equis* Agass. ; DESOR : 97 ; pl. 16, fig. 4-6.
1893. *Coelopleurus coronalis* (Klein) ; d'ARCHIAC, 1853 ; COTTEAU : 560-564 ; pl. 335.
1972. *Coelopleurus coronalis* (Klein) ; REGUANT, ROMAN & VILLATTE : 899.

Un exemplaire (état moyen). Sphinx, Gizehensis Member.

DIMENSIONS. — Diamètre : 23 mm (?) ; hauteur : 14 mm (?) ; nombre de tubercules ambulacraires : 11 environ ; nombre de tubercules interambulacraires (centraux) : 6 ou 7. D'après COTTEAU, pour 25 mm on a 14 mm ; 12-14 et 7-8 (respectivement).

Le spécimen unique présente bien les caractères de l'espèce, malgré ses tubercules ambulacraires peu développés au voisinage de l'appareil apical et ses zones porifères non onduleuses.

RÉPARTITION. — Toute la bordure nord du bassin méditerranéen, du sud-ouest de la France à la Roumanie (Transylvanie). *C.* cf. *coronalis* a été trouvé récemment par D. FOURNIER à Allons (Alpes de Haute-Provence). Éocène moyen et supérieur. C'est la première fois qu'on trouve *C. coronalis* sur la bordure sud de la Téthys. Toutefois il a été signalé dans le Sind occidental (Pakistan), mais à l'Oligocène (Nari).

Ambipleurus douvillei (Lambert, 1932)
(Pl. I, 7, 8)

1884. *Dictyopleurus Haimei* Duncan & Sladen ; DE LORIOL : 631-633 ; pl. 34, fig. 7-7*b*.
1932. *Dictyopleurus Douvillei* Lambert ; LAMBERT : 197-198 ; pl. 5, fig. 1-4 (« on pourrait le désigner sous le nom d'*Ambipleurus* »).

LOCALITÉ-TYPE. — Bir Haleifia (Sinaï).

Cinq exemplaires . Gebel Mokattam, Building Stone Member supérieur, Qurn Formation, Wadi Hof Formation.

Dicoptella desioi Airaghi, 1934 (p. 65 ; pl. 5, fig. 2*a*-2*c*) semble être en réalité un synonyme d'*A. douvillei.*

RÉPARTITION. — Égypte, Libye, Somalie, Arabie (Dhofar : ROMAN *et al.*, à paraître). Tout l'Éocène.

CLYPÉASTÉROÏDES

Fibularia luciani (de Loriol, 1880)
(Pl. I, 1-3)

1880. *Echinocyamus luciani* P. de Loriol, 1880 ; DE LORIOL : 74-75 ; pl. 2, fig. 8-15*a*.

LOCALITÉ-TYPE. — Wadi el Tih.

Quinze exemplaires. Gebel Mokattam, Gibli el Ahram, Kom el Shellul, Kotsica ; Building Stone Member supérieur, Giushi Member, Qurn Formation, Wadi Hof Formation.

Après les auteurs, dont FOURTAU (1913), CUVILLIER (1930) cite *F. lorioli* Thomas & Gauthier *in* GAUTHIER (1889) dans l'Éocène d'Égypte et notamment au Gebel Mokattam. Nous doutons de la présence de cette espèce en Égypte. Dans la collection CUVILLIER, les *F. lorioli* de l'Éocène supérieur de Sikket el Dabban (n° B44842) appartiennent en réalité à *F. luciani.*

RÉPARTITION. — Égypte, Libye. Éocène moyen et Éocène supérieur.

Fibularia nigeriae Hawkins, 1912
(Pl. I, 4-6)

1936. *Echinocyamus cyphostomus* Lambert ; LAMBERT : 42.
1959. *Fibularia nigeriae* var. *cyphostoma* (Lambert) ; ROMAN & GORODISKI : 42-44 ; pl. 3, fig. 1-3.

Un exemplaire. Gebel Mokattam, Building Stone Member supérieur.

Par suite de la réunion de *F. cyphostoma* (Lambert *in* LAMBERT & JACQUET) à *F. nigeriae*, cette dernière espèce se trouve citée en Égypte. Le spécimen figuré ici ressemble à la « forme moyenne » de *F. nigeriae* que l'on trouve dans le Lutétien du Sénégal. *F. nigeriae* a beaucoup de ressemblance avec *F. jacksoni* Hawkins *in* ARNOLD & CLARK, de l'Éocène (moyen probablement) des Antilles (Jamaïque).

RÉPARTITION. — Nigeria (Éocène supérieur selon DAVIES *et al.*, 1975), Sénégal (Éocène moyen).

Echinocyamus sp. A
(Pl. I, 10-12)

Trois exemplaires, de provenances diverses. Gebel Mokattam, région des Pyramides, Sphinx ; Building Stone Member supérieur, Qurn Formation.

DIMENSIONS. — Longueurs : 6,6 mm ; 6,4 mm ; 5,9 mm. Largeurs et largeurs/longueurs : 5,6 mm (85 %) ; 5,6 mm (87 %) ; 5,5 mm (93 %). Hauteurs et hauteurs/longueurs : 3,5 mm (53 %) ; 3,5 mm (55 %) ; 2,9 mm (49 %). Nombres de paires de pores dans les pétales : 10-12 ; 12 ; 12.

Nous désignons sous le nom d'*Echinocyamus* sp. A trois très petits spécimens du Lutétien supérieur, qui n'ont pu être rapportés à aucun des Fibulariidae ou des Laganidae signalés dans l'Éocène d'Égypte. L'attribution au genre *Echinocyamus* semble la plus probable en raison de la présence de pores ambulacraires non conjugués. Toutefois la forme générale épaisse sur les bords rappelle *Sismondia* (Laganidae). Comparé à *E. nummuliticus* Duncan & Sladen, de l'Éocène inférieur (Laki) de la péninsule Indienne, *Echinocyamus* sp. A en diffère par ses pores ambulacraires beaucoup plus nombreux.

Sismondia saemanni de Loriol, 1880
(Pl. II, 1, 2)

1880. *Sismondia Saemanni* P. de Loriol, 1880 ; DE LORIOL : 73-74 ; pl. 2, fig. 6-7*b*.

LOCALITÉ-TYPE. — Probablement Gibli el Ahram (FOURTAU, 1902).

Trois exemplaires. Gebel Mokattam, Building Stone Member supérieur, Wadi Garawi Formation. — Trois exemplaires. Citadelle du Caire, Building Stone Member inférieur.

RÉPARTITION. — Égypte, Libye, Turquie (aff. *saemanni* : sud-est de l'Anatolie, région de Midyat, vilayet de Mardin). Éocène moyen et supérieur.

CASSIDULOÏDES

Echinolampas crameri de Loriol, 1880
(Pl. I, 13-15)

1880. *Echinolampas Crameri* P. de Loriol, 1880 ; DE LORIOL : 100-102 ; pl. 6, fig. 4-10.
1889. *Echinolampas Goujoni* Pomel ; GAUTHIER : 94-95 ; pl. 6, fig. 12-14.

LOCALITÉ-TYPE. — Wadi el Tih (probablement).

Cinq exemplaires. Gebel Mokattam, Wadi Hof Formation.

E. goujoni, du Lutétien d'Algérie orientale et de Tunisie, ne diffère pas réellement de *crameri* et doit lui être réuni. *E. pharaonum* Fourtau, de l'Éocène moyen de l'oasis de Moeleh, s'apparente aussi étroitement à *crameri*, comme l'a bien vu FOURTAU. *E. barcensis* Tavani, de l'Éocène de Cyrénaïque, est aussi à réunir à *crameri*.

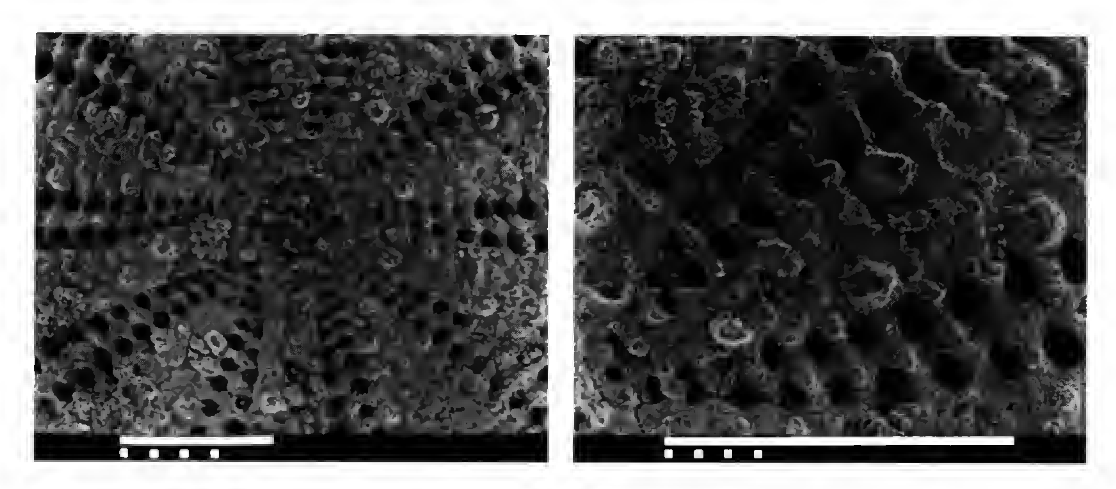


FIG. 2. — *Echinolampas crameri* de Loriol, n° R07228 ; Gebel Mokattam, Wadi Hof Formation ; *à gauche* : région de l'appareil apical, avec les pores madréporiques agrandis et les pores génitaux petits (individu mâle) (× 20 ; échelle graphique, 30 mm) ; *à droite* : pétale impair aux plaques ambulacraires trisociées (× 45, environ ; échelle graphique : 70 mm). Clichés S. LAROCHE, MEB de l'Institut de Paléontologie du Muséum.

La longueur des spécimens récoltés s'étend de 22 mm à 13,5 mm. Tous ont leurs pores génitaux ouverts. L'un des plus petits spécimens (n° R07228) a ses pores madréporiques agrandis par suite de l'usure. Ils sont au nombre d'environ trente. Cet état de conservation est extrêmement rare (fig. 2). Les pores génitaux mesurent environ 0,06 mm dans leur plus grand diamètre, l'appareil apical environ 0,8 mm. Un autre spécimen de même longueur a des pores génitaux d'environ 0,36 mm de plus grand diamètre, soit 6 fois plus, le diamètre de l'appareil apical étant d'environ 0,75 mm. Il s'agit vraisemblablement d'un phénomène de dimorphisme

sexuel (ROMAN 1965, pl. 8, fig. 4, 5 ; GARCIA TALAVERA, 1970). L'individu à gros pores est une femelle, l'autre un mâle. On voit donc que le dimorphisme sexuel se manifeste précocement. L'exemplaire n° R07228 montre distinctement les sutures entre les plaques (fig. 2). Dans le pétale impair la suture perradiale dessine de larges zigzags, qui correspondent à des groupements de trois plaques, soulignés aussi par la présence d'un tubercule sur la plaque médiane. Il y a donc trisociation des plaques ambulacraires au voisinage de l'appareil apical, comme cela a été signalé chez d'autres espèces (ROMAN, 1965).

RÉPARTITION. — Algérie orientale, Tunisie, Libye, Égypte. Éocène moyen et supérieur (l'espèce apparaît plus tôt en Algérie-Tunisie et dans les oasis de Bahariya et de Moeleh que dans la région du Grand Caire). La provenance de l'Éocène inférieur du Maroc (Timhadit, Moyen-Atlas : CHOUBERT *et al.*, 1952) est inexacte (il s'agit d'un *Gitolampas* sp.).

Echinolampas globulus Laube, 1868
(Pl. III, 1, 2)

1880. *Echinolampas globulus* Laube ; DE LORIOL : 98-100 ; pl. 7, fig. 1-5.

Six exemplaires. Jiran el Ful (région d'Abu Roash) ; Wadi Hof Formation.

Nous réunissons à cette espèce *E. inflata* Laube. Nous gardons séparée la variété *minor* de P. DE LORIOL (= *E. globulus amygdalina* Mayer-Eymar).

RÉPARTITION. — Cette espèce a été très abondamment citée en Italie, mais pas toujours avec raison. Italie du Nord, Yougoslavie (Istrie), Hongrie (?) (SZŐTS, 1956), Turquie (Yarimkale, nord de l'Anatolie), Libye, Égypte. Éocène moyen et supérieur.

Echinolampas perrieri de Loriol, 1880
(Pl. II, 9-11)

1880. *Echinolampas Perrieri* P. de Loriol, 1880 ; DE LORIOL : 95-96 ; pl. 5., fig. 2-2*b*.

LOCALITÉ-TYPE. — Environs de Thèbes (Égypte).

Trois exemplaires. Sphinx, Building Stone Member supérieur. — Trois exemplaires. Citadelle du Caire, Building Stone Member inférieur.

Cette espèce a été autrefois citée par erreur dans l'Oligocène de Tunisie (= *cherichirensis* Gauthier *in* FOURTAU) et dans celui de l'Iran (FURON, 1941). Le spécimen-type serait de l'Éocène inférieur. Par ses caractères, *E. qattamiaensis* Ali, 1983, semble en être un synonyme. Il s'intègre d'ailleurs bien dans les diagrammes de dispersion des *perrieri* du Qatar (ROMAN, 1976). Le caractère du renflement des pétales, qui semble assez modéré ici, varie selon le milieu de vie, comme l'ont montré les deux formes voisines *E. blaviensis* Cotteau et *E. stellifera* (Lamarck), de l'Éocène moyen de France (ROMAN, 1984).

Les spécimens de la Citadelle du Caire sont très proches d'*E. ovalis* (Bory de Saint-

Vincent). Comme l'envisageait FOURTAU (1913 : 84), *E. perrieri* n'est peut-être qu' « une variété dilatée de l'*E. ovalis* ».

RÉPARTITION. — Égypte, Arabie (Qatar, Dhofar : ROMAN *et al.*, à paraître), Somalie. Éocène moyen et supérieur (Éocène inférieur ?).

Echinolampas africana de Loriol, 1880
(Pl. I, 19, 20 ; pl. III, 9)

1880. *Echinolampas africanus* P. de Loriol, 1880 ; DE LORIOL : 90-92 ; pl. 3, fig. 1-1*b* ; pl. 4, fig. 5-5*b*.
1880. *Echinolampas Fraasi* P. de Loriol, 1880 ; DE LORIOL : 92-93 ; pl. 5, fig. 1-1*b*.
1913. *Heteroclypeus Lucae* Desor (*Conoclypus*), 1847 ; LAMBERT : 132-133 ; pl. 10, fig. 7-9.

LOCALITÉ-TYPE. — Mokattam ; var. *fraasi*, Mokattam.

Cinq exemplaires, dont un seul de la forme typique. Gebel Mokattam, Building Stone Member supérieur, Giushi Member ; Building Stone Member inférieur, Gizehensis Member.

LAMBERT (1913) a décrit et figuré sous le nom d'*Heteroclypeus lucae* un spécimen considéré comme provenant du Miocène des Bouches-du-Rhône (France). Cette provenance est inexacte et il s'agit vraisemblablement d'un *E. africana* var. *fraasi* de l'Éocène d'Égypte. En effet il présente les caractères de cette dernière espèce et non ceux d'un *Hypsoclypus* (*Heteroclypeus* synonyme) du Miocène. De plus A. BLONDEAU précisément a reconnu dans la gangue adhérant à ce spécimen *Nummulites beaumonti* d'Archiac et *N. discorbinus* (Schlotheim). Or ces espèces sont connues dans l'Éocène moyen d'Égypte.

Les types d'*E. africana* et d'*E. fraasi* présentent des formes générales bien différentes, *fraasi* étant beaucoup plus bombée (pl. I, 19). Leur coexistence dans les mêmes couches montre cependant qu'il s'agit de la même espèce, comme l'avait d'ailleurs admis FOURTAU (1902).

RÉPARTITION. — Tunisie, Libye, Égypte, Arabie (Qatar, Yémen du Sud, Dhofar : ROMAN *et al.*, à paraître, cf. *africana*), Somalie. Éocène moyen.

SPATANGOÏDES

Schizaster africanus de Loriol, 1863
(Pl. II, 6-8)

1880. *Schizaster africanus* P. de Loriol ; DE LORIOL : 117-119 ; pl. 8, fig. 13, 14.

LOCALITÉ-TYPE. — Mokattam.

Cinq exemplaires. Gebel Mokattam, Building Stone Member supérieur.

Cette espèce coexiste avec *S. mokattamensis* dans le Building Stone Member supérieur et même parfois dans la même couche. On doit donc se demander si *mokattamensis* n'est pas la

forme jeune d'*africanus*, malgré l'affirmation de P. DE LORIOL (1883 ; 43) : selon lui *S. africanus* a des ambulacres (pétales) antérieurs relativement plus longs et plus dirigés vers l'extérieur, cependant que les postérieurs divergent davantage ; les ambulacres (pétales) sont pointus à l'extrémité et se trouvent dans des sillons plus profonds ; la face postérieure est aussi plus enfoncée, avec un champ interambulacraire qui la surplombe (« überdachendem »). Aucun de ces caractères ne nous semble vraiment significatif. Cependant nous conservons provisoirement *mokattamensis* en attendant qu'une étude statistique vienne appuyer notre opinion.

RÉPARTITION. — Égypte, Libye (?), Arabie (Qatar, Yémen du Sud), Somalie. Éocène moyen (Éocène superieur en Libye ?).

Schizaster mokattamensis de Loriol, 1881
(Pl. II, 3-5)

1883. *Schizaster Mokattamensis* P. de Loriol, 1881 ; DE LORIOL : 41-43 ; pl. 10, fig. 1-2*a*.

LOCALITÉ-TYPE. — Mokattam.

Vingt exemplaires. Gebel Mokattam, Building Stone Member supérieur, Giushi Member. — Un exemplaire (aff. *mokattamensis*). Sphinx, Building Stone Member supérieur.

Cette « espèce » doit être prise au sens large, en y incluant *S. rohlfsi* de Loriol, comme l'a reconnu FOURTAU (1913).

RÉPARTITION. — Égypte. Surtout Éocène moyen.

Schizaster cf. **humei** Fourtau, 1909

1909. *Schizaster Humei* R. Fourtau, 1909 ; FOURTAU : 154-156 ; pl. 8, fig. 23-25.

LOCALITÉ-TYPE. — Moeleh.

Un exemplaire incomplet. Kom el Shellul, Wadi Hof Formation.

Il existe un autre *S. humei* Lambert (1932 : 204), tout différent, du Priabonien de Bir Haleifia (Sinaï), et qui doit donc changer de nom. Nous proposons de le nommer *S. haleifiensis* nom. nov.

S. humei Fourtau se distingue d'emblée de *S. africanus* par la présence de quatre pores génitaux au lieu de deux. Ce caractère est d'importance au moins subgénérique pour certains auteurs. Selon MORTENSEN (1951), il permet de distinguer le genre *Paraster* (à quatre pores génitaux). Pour KIER (1984), il est sans valeur. Selon MCNAMARA & PHILIP (1980), le nombre de pores génitaux peut varier entre deux et quatre dans la même population (à l'époque actuelle), mais ces auteurs conservent la distinction d'un sous-genre *Paraster* d'après d'autres critères.

RÉPARTITION. — Égypte, Éocène moyen et supérieur.

Anisaster gibberulus (Cotteau, 1870)
(Pl. III, 3-5)

1870. *Schizaster gibberulus* (M. Michelin dans sa collection) ; COTTEAU : 256.
1876. *Agassizia gibberula* (Michelin) Cotteau, 1875 ; COTTEAU : 193-195 ; pl. 27, fig. 3-7.
1880. *Agassizia gibberula* (Michelin) Cotteau ; DE LORIOL : 107-109 ; pl. 8, fig. 1-7.

LOCALITÉ-TYPE. — ? (attribuée par erreur aux « calcaires concrétionnés des bords de la mer Rouge »). Mokattam (d'après COTTEAU, 1880).

Douze exemplaires. Gebel Mokattam, Giushi Member ; Qurn Formation, Wadi Hof Formation.

RÉPARTITION. — Égypte (y compris Sinaï), Libye, Tunisie, Sénégal, Soudan égyptien (?). Éocène moyen (Tunisie, Sénégal) et Éocène supérieur.

Brissopsis cf. **lorioli** (Bittner, 1880)

1899. *Brissopsis Lorioli* Bittner (sub *Toxobrissus*), 1880 ; FOURTAU : 666-668 ; pl. 2, fig. 3, 4.

Trois fragments. Gebel Mokattam, Building Stone Member supérieur.

Les spécimens récoltés sont en mauvais état et tous leurs caractères ne concordent pas : deux d'entre eux diffèrent très nettement par l'angle que font entre eux les pétales antérieurs. Il est cependant peu probable qu'il s'agisse de deux espèces différentes. Mais un grand nombre de spécimens serait nécessaire pour connaître la variation de la population à laquelle ils appartiennent. Ils diffèrent de *B. lamberti* par leurs pétales peu enfoncés.

RÉPARTITION. — Égypte, Italie du Nord. Éocène moyen.

Brissopsis lamberti Gautier *in* FOURTAU, 1900

1900. *Brissopsis Lamberti* Gauthier, 1899 ; FOURTAU : 42-44 ; pl. 3, fig. 7, 8.

LOCALITÉ-TYPE. — Plateau des grandes Pyramides de Ghizeh.

Un exemplaire. Sphinx, Building Stone Member supérieur.

Individu incomplet de 28 mm (?) × 24,7 mm × 15 mm (?) ; nombre de paires de pores : dans les pétales antérieurs, 18 ; dans les pétales postérieurs, 13. Du spécimen-type il diffère par son appareil apical un peu plus antérieur (aux 41 % de la longueur), son sillon antérieur moins marqué et l'absence de nodosités dans les interambulacres. Par ses caractères il est proche de l'exemplaire figuré par FOURTAU en 1913 (p. 85 ; pl. 6, fig. 2).

RÉPARTITION. — Égypte. Éocène moyen.

Eupatagus formosus de Loriol, 1863
(Pl. III, 6-8)

1880. *Euspatangus formosus* P. de Loriol ; DE LORIOL : 136-139 ; pl. 11, fig. 2-3*a* (fig. 4 exclue = *E. cairensis* de Loriol, 1897).

LOCALITÉ-TYPE. — Mokattam.

Trois exemplaires. Gebel Mokattam, Building Stone Member supérieur.

Le spécimen des environs de Kayseri (16 km à l'est de cette ville ; Turquie d'Asie) figuré par D'ARCHIAC (1866) est un *formosus* typique (original conservé à l'Institut de Paléontologie du Muséum, n° B22289). L'espèce existe ailleurs en Cappadoce et à environ 15 km au nord d'Ankara, entre Calseki et Baglum (récoltes J. ROGER).

RÉPARTITION. — Espèce très largement répandue, dans une grande partie du bassin méditerranéen : bordure nord de la Téthys, Italie du Nord, Bavière, Yougoslavie, Grèce (KOPP, 1966), Bulgarie, Transylvanie, Turquie d'Asie, Arménie russe (PORETSKAJA, 1974), nord-est de l'Iran (?) ; bordure sud de la Téthys, Libye, Égypte. Éocène moyen et Éocène supérieur.

Eupatagus cf. **cairensis** de Loriol, 1897

1897. *Euspatangus Cairensis* P. de Loriol, 1897 ; DE LORIOL : 4-6 ; pl. 16, fig. 1-1*b*.

LOCALITÉ-TYPE. — Wadi el Tih.

Trois exemplaires. Gebel Mokattam, Wadi Hof Formation.

Le meilleur des trois spécimens, de 29 mm (?) × 24,5 mm × 12,2 mm, ressemble un peu à *E. lefebvrei* (de Loriol), de l'Éocène inférieur. Il en diffère toutefois par ses gros tubercules beaucoup plus contrastants. Il s'apparente à certains *cairensis* de petite taille de la collection CUVILLIER (n° B44833) provenant du sud du Kibli el Ahram. D'un exemplaire des mêmes dimensions, il se distingue surtout par son appareil apical plus excentrique en avant (aux 33 % de la longueur). Les nombres de paires de pores des pétales (17 dans IVb et 24 dans Va) sont presque les mêmes.

RÉPARTITION. — Égypte. Éocène moyen. Éocène supérieur (?).

Maretia sp.
(Pl. II, 12, 13)

Un exemplaire paraissant comprimé antéro-postérieurement. Gebel Mokattam, Building Stone Member supérieur.

DIMENSIONS. — Longueur : 25,5 mm (?) ; largeur : 26,5 mm (?) ; hauteur : 12,5 mm (?) ; distance entre l'appareil apical (bord antérieur) et le bord antérieur du test : 10 mm (?) ; nombre de paires de pores dans

les pétales antérieurs : 15. Mêmes dimensions chez un *M. grignonensis* (Desmarest *in* DESMOULINS), du Lutétien d'Amblainville (Oise) : 28,5 ; 26,5 ; 13,0 ; 9 (?) ; 15 (?).

À certains égards, le spécimen unique s'apparente étroitement à *M. grignonensis*. Il en a l'aspect général et notamment le profond sinus antérieur échancrant le pourtour. Les pétales antérieurs seraient toutefois dans le prolongement l'un de l'autre, au lieu de faire un angle très obtus. De plus, à la différence de *grignonensis*, le périprocte paraît s'ouvrir dans une profonde dépression et, à l'intérieur de chaque lobe du fasciole sous-anal (non visible), se trouvent des tubercules aussi grands que ceux des interambulacres antérieurs. Ceci ne semble pas empêcher le rattachement au genre *Maretia* (*Hemipatagus* synonyme).

Par son pourtour très échancré, ce spécimen diffère complètement des « *Maretia* » autrefois cités dans l'Éocène d'Égypte, jamais retrouvés là depuis leur création et dont les types sont conservés à l'Institut de Paléontologie du Muséum : *M. depressa* (Dubois de Montpéreux) et *M. pendula* (Agassiz). Ce dernier, du Sinaï, semble plutôt à rattacher aux *Eupatagus*, comme l'ont fait LAMBERT & THIÉRY (1909-1925). Il ressemble d'ailleurs beaucoup à *E. duvali* Desor, de l'Éocène moyen du bassin de Paris. AIRAGHI (1934) l'a signalé en Libye. Quant à *depressa*, il a d'abord été figuré d'après un spécimen de Crimée mal conservé (sans description), puis d'après un autre, des environs de Thèbes, dans un état meilleur, mais encore insuffisant. Ce dernier a peu de rapports avec les autres *Maretia*.

Le genre *Maretia* est connu de l'Éocène inférieur à l'époque actuelle. À l'Éocène il est assez répandu (Sud-Est des États-Unis, Espagne, France, Belgique, Italie du Nord), mais il semble rare sur la bordure méridionale de la Téthys : dans la péninsule Indienne, *Macropneustes rotundus* Duncan & Sladen (pourvu d'un fasciole latéral) n'est pas un *Maretia*, en dépit de l'opinion de LAMBERT & THIÉRY (1909-1925). La découverte d'un *Maretia* assez bien caractérisé permet de soutenir avec plus de vraisemblance que ce genre existe en Égypte à l'Éocène.

CONCLUSIONS BIOSTRATIGRAPHIQUES ET PALÉOBIOGÉOGRAPHIQUES

BIOSTRATIGRAPHIE

Comme le montre le tableau de répartition (tabl. I), il y a une coupure assez nette entre l'ensemble Mokattamien inférieur et Mokattamien moyen (= Éocène moyen), d'une part, et le Mokattamien supérieur (= Éocène supérieur), de l'autre. Ils partagent trois espèces. Seuls *Ambipleurus douvillei*, *Fibularia luciani* et *Anisaster gibberulus* leur sont communs. *Echinolampas crameri* et *E. globulus* sont spéciaux au Mokattamien supérieur, avec *Schizaster* cf. *humei* et *Eupatagus* cf. *cairensis*. Une série d'espèces sont particulières au Mokattamien inférieur, tandis que le Mokattamien moyen, dépourvu d'espèces spéciales, représente un niveau de transition : il s'y rencontre *Sismondia saemanni*, *Echinolampas africana*, *Echinocyamus* sp. A du Mokattamien inférieur et *Anisaster gibberulus* du Mokattamien supérieur. Toutefois beaucoup d'espèces ont une répartition temporelle plus étendue, soit en Égypte même, soit en dehors de ce pays. Ainsi *Echinolampas crameri*, de l'Éocène supérieur dans la région du Grand Caire, est de l'Éocène moyen dans les oasis de Bahariya et de Moeleh et en Algérie-Tunisie.

Paléobiogéographie

En raison de la conception étroite de l'espèce chez les anciens auteurs, la répartition géographique des espèces doit être souvent plus étendue qu'il ne paraît. Les vingt-deux espèces envisagées (tabl. II) comprennent seulement cinq formes vraiment endémiques et trois qui n'ont été trouvées ailleurs que dans la Libye voisine. On peut les subdiviser en deux groupes

Tableau II. — Répartition géographique des échinoïdes du Mokattamien de la région du Grand Caire : + espèce présente ; x espèce proche parente ; ? présence incertaine (dessin H. Lavina).

		Bordure nord de la Téthys												Bordure sud de la Téthys											
		Espagne	France	Italie	Allemagne S	Yougoslavie	Hongrie	Roumanie	Grèce	Bulgarie	Anatolie	Arménie	Iran NE	Jamaïque	Nigéria	Sénégal	Algérie	Tunisie	Libye	Egypte	Turquie SE	Arabie	Somalie	Pakistan	Madagascar
Espèces européennes	Coelopleurus coronalis	+	+	+		+	+	+												+					
	Maretia sp.		?																	+					
	Brissopsis cf. lorioli			+																+					
	Echinolampas globulus			+		+	+	?			+								+	+					
	Eupatagus formosus			+	?	+		+	+	+	+	+	?						+	+					
	Porocidaris schmideli	+	+	+	+	+	+				+					+			+	+		+	+		+
Espèces africaines	Fibularia nigeriae													x	+	+				+					
	Anisaster gibberulus															+		+	+	+					
	Echinolampas crameri															x	+	+	+	+					
	Echinolampas africana																	+	+	+		+	+	x	
	Fibularia luciani																		+	+					
	Schizaster mokattamensis																		+	+					
	Brissopsis lamberti																		+	+					
	Sismondia saemanni																		+	+	+				
	Ambipleurus douvillei																		+	+		+	+		
	Schizaster africanus																		+	+		+	+		
	Salenia cristata																			+					
	Thylechinus humei																			+					
	Echinocyamus sp. A																			+					
	Schizaster cf. humei																			+					
	Eupatagus cf. cairensis																			+					
	Echinolampas perrieri																			+		+	+	x	

selon leur répartition par rapport à la Téthys, qui résulte peut-être de causes climatiques. Celles qui ne se rencontrent que sur sa bordure sud sont considérées comme « africaines », celles que l'on trouve plutôt sur sa bordure nord comme « européennes ».

Espèces africaines : Seize espèces appartiennent à ce groupe. Parmi elles plusieurs sont limitées aux régions proches de l'Égypte et de la Libye, soit à l'est (Arabie, Somalie), soit à

l'ouest (Algérie-Tunisie), soit au nord-est : une forme apparentée à *Sismondia saemanni* existe dans le sud-est de l'Anatolie, mais à cette époque cette région appartient encore à l'Afrique (plaque africaine). D'autres espèces s'étendent plus loin. Vers l'ouest, *Fibularia nigeriae* et *Anisaster gibberulus* existent au Sénégal et la première aussi au Nigeria et peut-être même aux Antilles. En effet, *F. jacksoni* de la Jamaïque en semble très proche. Ceci rappelle le cas de *Nummulites gizehensis*, espèce à très large répartition, qui est représentée en Amérique centrale par *N. macgillivrayi* (FLEURY *et al.*, 1985). Des formes apparentées à *Echinolampas crameri* (*E. anceps* et d'autres qui n'en sont que des variations) existent aussi dans l'Éocène moyen du Sénégal (elles appartiennent au groupe des *Echinolampas* libyco-sénégalais). Vers l'est, il faut noter que les formes de la péninsule Indienne, *Echinolampas alta* Duncan & Sladen et *E. sindensis* d'Archiac sont proches parentes respectivement d'*E. africana* et d'*E. perrieri*.

Espèces européennes : Ce sont *Porocidaris schmideli, Coelopleurus coronalis, Echinolampas globulus, Eupatagus formosus, Brissopsis* cf. *lorioli, Maretia* sp. (le genre *Maretia* est peu répandu sur la bordure sud de la Téthys). Sauf la première, ces espèces ne sont pas connues en Afrique, en dehors de l'Égypte et de la Libye. C'est la première fois que l'on rencontre *C. coronalis* sur la bordure sud de la Téthys et il est étonnant qu'une espèce aussi caractéristique ait pu jusque-là échapper aux recherches. *P. schmideli* a une répartition analogue à celle de *Nummulites gizehensis* « sur les immenses plates-formes bordant le continent africain » et qui a colonisé au Lutétien une partie de l'Asie et de l'Europe méridionale (BLONDEAU *et al.*, 1984). Elle s'étend de l'Espagne et du Sénégal à la Turquie et à Madagascar. Les autres espèces ont aussi une répartition assez étendue, celle d'*E. formosus* allant de l'Europe occidentale (Italie du Nord) à l'Arménie russe et peut-être au nord-est de l'Iran, qui était rattaché à la plaque européenne, à la différence du sud-ouest de ce pays.

Ainsi les affinités des espèces du Grand Caire sont surtout avec les régions de la bordure sud de la Téthys voisines de l'Égypte, bien que quelques formes européennes soient présentes. À l'Éocène, l'Égypte faisait donc partie, à l'intérieur du domaine téthysien, d'une province d'Afrique orientale et du Moyen-Orient, analogue à celle qu'envisageait ADAMS (1973) pour les grands Foraminifères. On peut, pour la faune d'échinoïdes de l'Égypte, parler plus précisément d'une sous-province méditerranéenne orientale, s'opposant à une sous-province méditerranéenne occidentale. À la même époque, la faune du Dhofar (Oman) se rattache à la province voisine de l'océan Indien du Nord (ROMAN *et al.*, 1988).

Remerciements

A. BLONDEAU, grâce aux Nummulites, a démontré l'âge Éocène d'*Heteroclypeus lucae*. Il a droit à toute notre reconnaissance.

OUVRAGES CITÉS

ABDEL-KIREEM, M. R., 1985. — Planktonic foraminifera of Mokattam Formation (Eocene) of Gebel Mokattam, Cairo, Egypt. *Rev. Micropal.*, **28** : 77-96.

ADAMS, C. G., 1973. — Some Tertiary Foraminifera. *In* : Atlas of Paleobiogeography (A. Hallam, ed.), Amsterdam, Elsevier : 453-468, 5 fig.

AIRAGHI, C., 1934. — Echinidi paleogenici della Sirtica e del Fezzan orientale. *In* : Missione scientifica della Reale Accademia d'Italia a Cufra, Roma, **3** : 61-81, 1 pl.

ALI, M. S. M., 1983. — A new *Echinolampas* species (Cassiduloida : Echinoidea) from the middle Eocene of Egypt. *J. palaeont. Soc. India*, **28** : 56-58, 2 fig., 1 pl.

ARCHIAC, A. D', 1866. — Faune tertiaire inférieure. *In* : P. DE TCHIHATCHEFF : Asie mineure. Description physique de cette contrée, 4e part., Paris, L. Guérin : 105-234, 1 pl.

BASSIOUNI, M. A., A. ALLAM & A. A. ZALAT, 1986. — Calcareous nannofossil biostratigraphy of Middle and Upper Eocene deposits at Gebel Mokattam, eastern Cairo. Egypt. 3rd Symp. Phanerozoic and Development Egypt, Cairo, Abstracts : 13.

BLONDEAU, A., M. BOUKHARY & K. SHAMAH, 1984. — L'évolution et la dispersion géographique du groupe de *Nummulites gizehensis* (Forskal). *Géol. Médiler.*, **11** (2) : 173-179, 2 fig., 1 pl.

BOUKHARY, M. A., & V. M. ABDELMALIK, 1983. — Revision of the stratigraphy of the Eocene deposits in Egypt. *Neue Jb. Miner. Geol. Paläont. Mh.*, **6** : 321-337.

CHOUBERT, G., H. SALVAN & G. TERMIER, 1952. — Sur l'âge des calcaires de Timhadit (Moyen Atlas). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **234** : 2090-2092.

COTTEAU, G., 1870. — Description de quelques Échinides tertiaires des environs de Bordeaux. *Act. Soc. linn. Bordeaux*, **27** (1869) : 249-260, 2 pl.

— 1876. — Échinides nouveaux ou peu connus. *Rev. Mag. Zool.*, 3e sér., **4** : 317-326, 2 pl.

— 1889-1894. — Paléontologie française. Terrain tertiaire, t. II. Échinides éocènes. Paris, G. Masson, 789 p., 184 pl.

CUVILLIER, J., 1930. — Révision du Nummulitique égyptien. *Mém. Inst. Égypte*, **16** : 371 p., 23 fig., 25 pl.

DAVIES, A. M., F. E. EAMES & R. J. G. SAVAGE, 1975. — Tertiary faunas. Vol. II. London, George Allen & Unwin, 447 p., 34 fig., 4 tabl.

DESOR, E., 1855-1858. — Synopsis des Échinides fossiles. Paris, Ch. Reinwald, LXVIII-490 p., atlas (44 pl.).

FLEURY, J.-J., G. BIGNOT, A. BLONDEAU & A. POIGNANT, 1985. — Biogéographie des Foraminifères benthiques téthysiens du Sénonien à l'Éocène supérieur. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 8e sér., **1** (5) : 757-770, 13 fig.

FOURTAU, R., 1900. — Notes sur les Échinides fossiles de l'Égypte. Le Caire, chez l'auteur, 76 p., 4 pl.

— 1902. — Notes pour servir à l'étude des Échinides fossiles d'Égypte. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 4e sér., **1** (1901) : 623-626.

— 1908. — Sur quelques Échinides éocènes d'Égypte nouveaux ou peu connus. *Bull. Inst. égypt.*, 5e sér., **1** (1907) : 203-220, 2 pl.

— 1909. — Description des Échinides fossiles recueillis par MM. W. F. Hume et John A. Ball dans le désert libyque et le nord du désert arabique. *Mém. Inst. égypt.*, **6** (2) : 93-175, 4 pl.

— 1912. — Sur les divisions de l'Éocène en Égypte. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **155** : 1116-1118.

— 1913. — Catalogue des Invertébrés fossiles de l'Égypte. Terrains tertiaires. 1er part., Échinides éocènes. *Geol. Surv. Egypt*, Palaeont. Ser., **1** : 93 p., 6 pl.

— 1916. — The divisions of the Eocene of Egypt as determined by the succession of the echinid faunas. *Geol. Mag.*, **6** (3) : 64-68.

FURON, R., 1941. — Géologie du plateau iranien (Perse-Afghanistan-Béloutchistan). *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, Nouv. sér., **7** (2) : 177-415, 58 fig., 7 pl.

GARCIA TALAVERA, F., 1970. — Notas sobre la morfologia de algunos equinidos del Eoceno de Villafranqueza (Alicante). *Bol. Real. Soc. espan. Hist. nat.*, Sec. geol., **68** (3-4) : 171-177, 2 fig., 1 tabl., 2 pl.

GAUTHIER, V., 1889. — Description des Échinides fossiles recueillis dans la région sud des Hauts-plateaux de la Tunisie. Paris, Imprimerie nationale, 116 p., atlas (6 pl.).

KIER, P. M., 1984. — Fossil Spatangoid Echinoids of Cuba. *Smithson. Contr. Paleobiol.*, **55** : 336 p., 45 fig., 6 tabl., 90 pl.

KOPP, K.-O., 1966. — Geologie Thrakiens III : Das Tertiär zwischen Rhodope und Evros. *Annls géol. Pays hell.*, 1er sér., **16** : 315-362, 3 fig., 6 pl.

LAMBERT, J., 1913. — Description des Échinides des terrains néogènes du Bassin du Rhône, fasc. III. *Mém. Soc. paléont. suisse*, **39** : 103-151, 5 pl.

— 1932. — Étude sur les Échinides fossiles du Nord de l'Afrique. *Mém. Soc. géol. Fr.*, **7** (16) : 109-228, 4 pl.

— 1936. — Sur quelques nouveaux Échinides fossiles d'Égypte. *Bull. Inst. égypt.*, **18** : 39-53, 1 pl.

LAMBERT, J., & P. THIÉRY, 1909-1925. — Essai de nomenclature raisonnée des Échinides. Chaumont, L. Ferrière, 607 p., 51 fig., 15 pl.

LESKE, N. G., 1778. — Jacobi Theodori Klein Naturalis dispositio Echinodermatum. Lipsiae, Officina Gleditschiana, XXII-279 p., 54 pl.

LORIOL, P. DE, 1880. — Monographie des Échinides contenus dans les couches nummulitiques de l'Égypte. *Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève*, **27** (1re part.) : 57-148, 11 pl.

— 1883. — Eocäne Echinoideen aus Aegypten und der libyschen Wüste. *Palaeontographica*, **30** (2) : 1-60, 11 pl.

— 1884. — Notes pour servir à l'étude des Échinodermes. *Recl zool. suisse*, **1** (4) : 605-643, 5 pl.

— 1897. — Notes pour servir à l'étude des Échinodermes. *Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève*, **32** (2e part.) (9) : 26 p., 3 pl.

MCNAMARA, K. J., & G. M. PHILIP, 1980. — Australian Tertiary schizasterid echinoids. *Alcheringa*, **4** (1) : 47-65, 9 fig.

MORTENSEN, Th., 1951. — A Monograph of the Echinoidea. V, Spatangoida 2, Amphisternata II. Copenhagen, C. A. Reitzel, 593 p., 286 fig., atlas (64 pl.).

PORETSKAJA, E. S., 1974. — Echinodermata, Echinoidea. *In* : Atlas de la faune fossile de la R. S. S. d'Arménie. Erevan, Izdatelistvo A. N. Armianskoi S. S. R. (en russe) : 360-368, 5 pl.

REGUANT, S., J. ROMAN & J. VILLATTE, 1972. — Échinides de l'Éocène moyen de la région de Vic (Barcelone). *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7e sér., **12** (1970) : 894-912, 5 fig., 2 pl.

ROMAN, J., 1965. — Morphologie et évolution des *Echinolampas* (Échinides Cassiduloïdes). *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, C, **15** : 341 p., 136 fig., 27 tabl., 12 pl.

— 1976. — Échinides éocènes du Qatar (golfe persique). *Annls Paléont.* (Invert.), **62** (1) : 49-85, 13 fig., 3 pl.

— 1984. — Position insolite de l'anus chez un Échinide Cassiduloïde fossile. *C. r. 109e Congr. natn. Soc. sav.*, Dijon, Sect. Sci., **1** : 385-394, 2 pl.

ROMAN, J., & A. GORODISKI, 1959. — Échinides éocènes du Sénégal. *Notes Serv. Géol. Prosp. min.* (Dakar), **3** : 91 p., 1 pl.-texte, 1 tabl., 3 pl.

ROMAN, J., J. ROGER, J.-P. PLATEL & C. CAVELIER, 1988. — Les Échinoïdes du Crétacé et du Paléogène du Dhofar (Sultanat d'Oman) et les relations entre les bassins de l'océan Indien et de la Méditerranée. *Bull. Soc. géol. Fr.* (à paraître).

STROUGO, A., 1977. — Le « Biarritzien » et le Priabonien en Égypte et leurs faunes de Bivalves. Thèse Doct. ès Sci., Univ. Paris Sud (Orsay), 247 p., 18 fig., 10 tabl., 11 pl.

— 1979. — The Middle Eocene-Upper Eocene boundary in Egypt. *Ann. geol. Surv. Egypt*, **9** : 455-470, 1 fig.

— 1985. — Eocene stratigraphy of the Giza Pyramids plateau. *Mid. East. Res. Cent.*, Ain Shams Univ., Sc. Res. Ser., **5** : 79-99, 6 fig., 2 tabl.

— 1986. — Mokattamian stratigraphy of eastern Maghagha-El Fashn district. *Mid. East. Res. Cent.*, Ain Shams Univ., Earth Sc. Ser., **6** : 33-58.

STROUGO, A., & M. A. BOUKHARY, 1987. — The Middle Eocene-Upper Eocene boundary in Egypt : present state of the problem. *Rev. Micropal.*, **30** (2) : 122-127.

SZÖTS, E., 1956. — L'Éocène (Paléogène) de la Hongrie. *Geologica hung.*, Ser. geol., **9** : 320 p., 22 pl.

ZITTEL, K. A., 1883. — Beiträge zur Geologie und Paläontologie der libyschen Wüste und der angrenzenden Gebiete von Aegypten. *Palaeontographica*, **30** : 147 p.

PLANCHE I

1-3. — *Fibularia luciani* (de Loriol), n° R07215 ; Gebel Mokattam, Wadi Hof Formation ; faces apicale et orale, profil gauche (× 2).

4-6. — *Fibularia nigeriae* Hawkins, n° R07217 ; Gebel Mokattam, Building Stone Member supérieur ; profil gauche, faces apicale et orale (× 2).

7-8. — *Ambipleurus douvillei* (Lambert), n° R07214 ; Gebel Mokattam, Wadi Hof Formation ; profil et face orale (× 2).

9 et 18. — *Porocidaris schmideli* (Münster). 9 : n° R07211 ; Mokattam (coll. Muséum, DELANOUE) ; radiole, probablement face adapicale (× 1,5) ; 18 : n° R07212, Gebel Mokattam, Building Stone Member supérieur ; segment de test (× 1,5).

10-12. — *Echinocyamus* sp. A., n° R07227 ; région des Pyramides, Building Stone Member supérieur ; face apicale, profil droit, face orale (× 3).

13-15. — *Echinolampas crameri* de Loriol, n° R07226 ; région du Grand Caire (coll. Muséum, CUVILLIER) ; faces apicale et orale, profil droit (× 1,5).

16, 17. — *Coelopleurus coronalis* (Klein), n° R07213 ; Sphinx, Gizehensis Member ; profil et face apicale (× 1,5).

19, 20. — *Echinolampas africana* var. *fraasi* de Loriol, n° R07218 ; Mokattam (coll. Muséum, MAYER-EYMAR) ; profil gauche et face orale (× 0,5).

Clichés Institut de Paléontologie du Muséum : D. SERRETTE, sauf fig. 16, 17 (L. MERLETTE).
Tous les spécimens sont conservés à l'Institut de Paléontologie du Muséum.

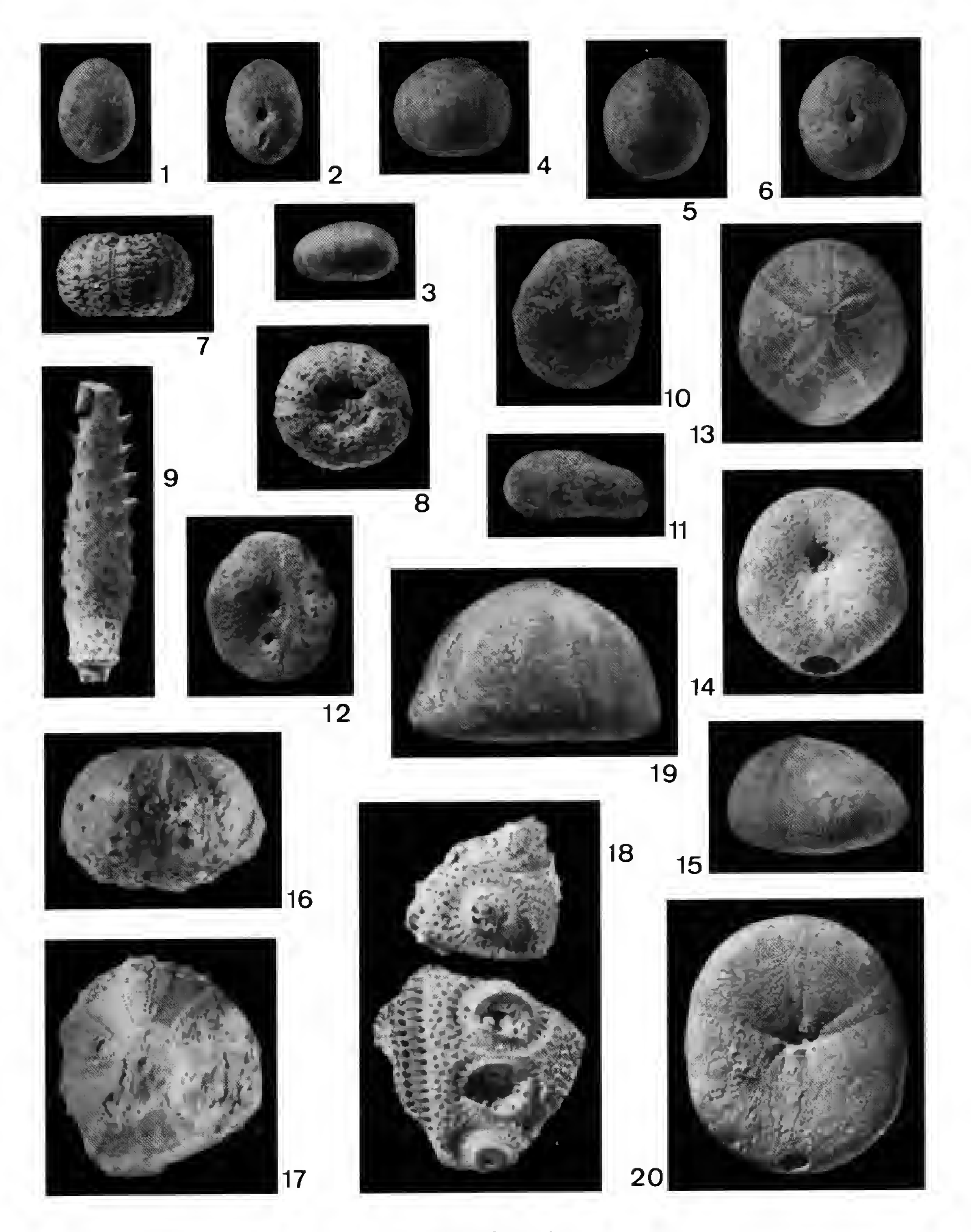


PLANCHE I

PLANCHE II

1, 2. — *Sismondia saemanni* de Loriol, n° R07216 ; Gebel Mokattam, Wadi Garawi Formation ; faces apicale et orale (× 2).

3-5. — *Schizaster mokattamensis* de Loriol, n° R07221 ; Gebel Mokattam, Building Stone Member supérieur ; profil droit, faces apicale et orale (× 1).

6-8. — *Schizaster africanus* de Loriol, n° R07220 ; Gebel Mokattam, Building Stone Member supérieur ; faces apicale et orale, profil droit (× 0,75).

9-11. — *Echinolampas perrieri* de Loriol, n° R07219 ; Sphinx, Building Stone Member supérieur ; faces apicale et orale, profil gauche d'un spécimen un peu déformé (× 1).

12, 13. — *Maretia* sp., n° R07222 ; Gebel Mokattam, Building Stone Member inférieur ; faces apicale et orale (× 1).

Clichés Institut de Paléontologie du Muséum : D. SERRETTE, sauf fig. 12, 13 (L. MERLETTE).
Tous les spécimens sont conservés à l'Institut de Paléontologie du Muséum.

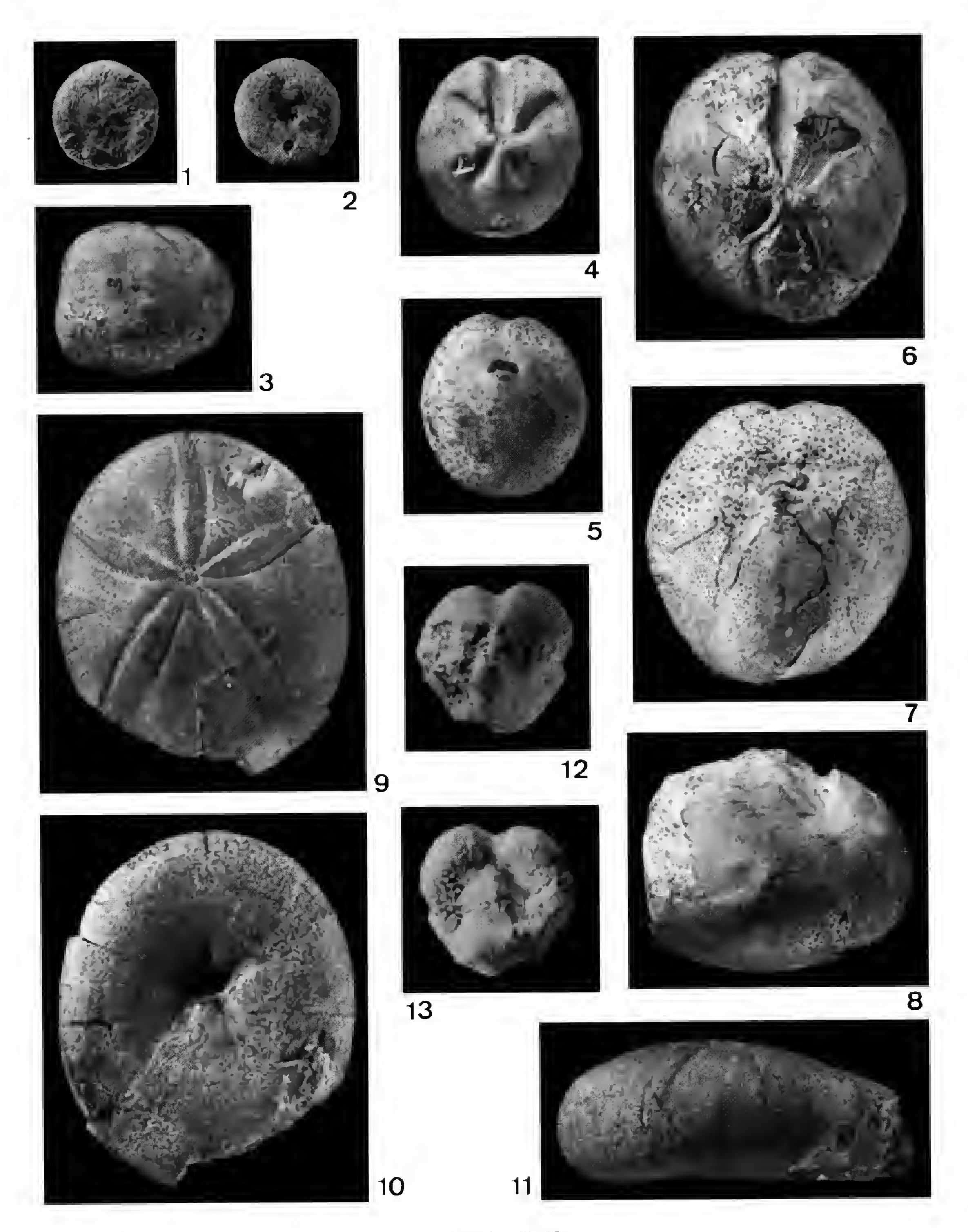


PLANCHE II

PLANCHE III

1, 2. — *Echinolampas globulus* Laube, n° R07223 ; Jiran el Ful, Wadi Hof Formation ; profil droit et face apicale (× 1).

3-5. — *Anisaster gibberulus* (Cotteau), n° B44797 ; Mokattam (coll. Muséum, CUVILLIER) ; faces apicale et orale, profil droit (× 1).

6-8. — *Eupatagus formosus* de Loriol, n° R07225 ; Mokattam (coll. Muséum, DELANOUE) ; face apicale, profil droit, face orale (× 1).

9. — *Echinolampas africana* de Loriol, n° R07224 ; Gebel Mokattam, Building Stone Member supérieur ; face apicale d'un spécimen un peu déformé (× 1).

Clichés Institut de Paléontologie du Muséum : D. SERRETTE.
Tous les spécimens sont conservés à l'Institut de Paléontologie du Muséum.

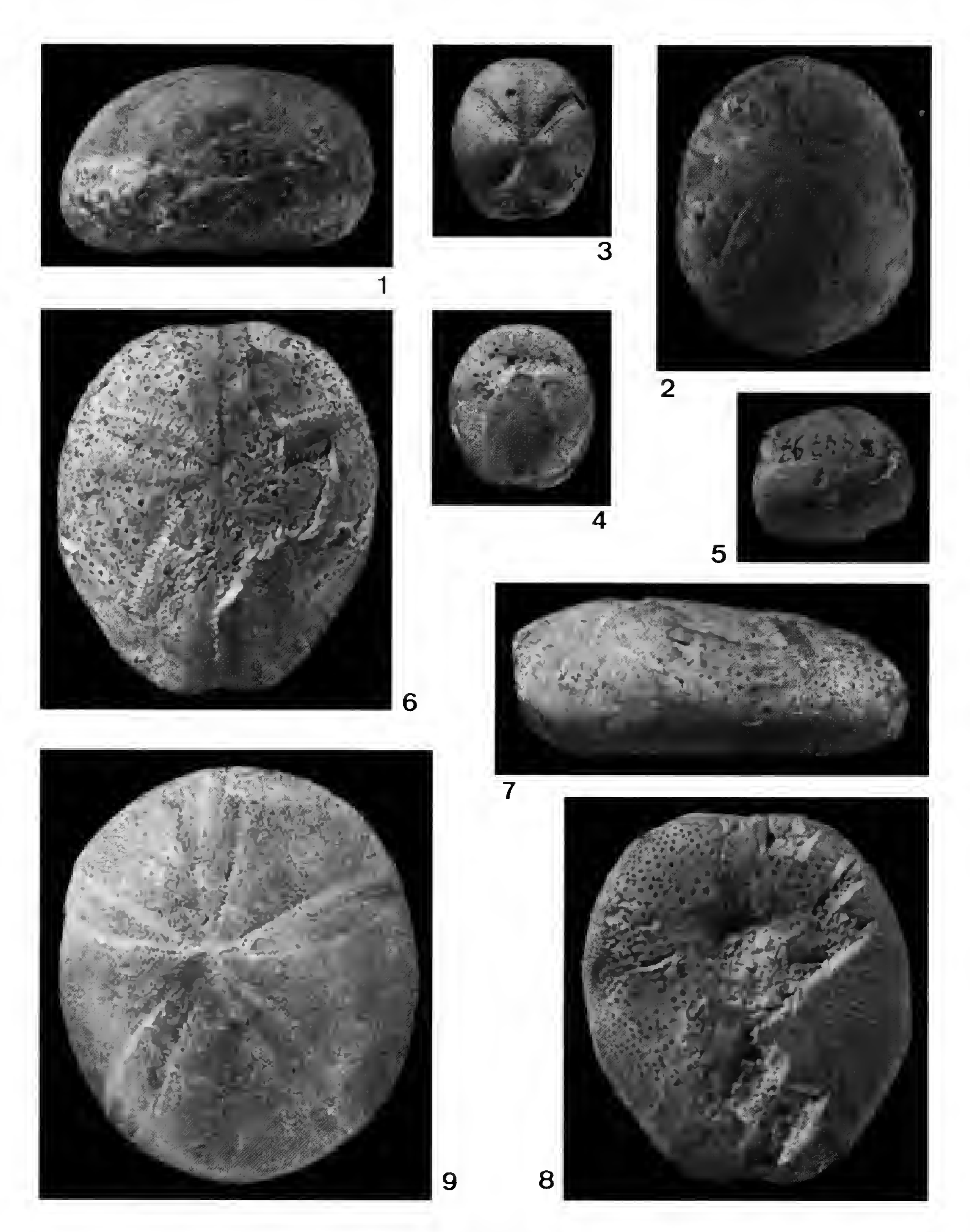


PLANCHE III

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **10**, 1988,
section C, nº 2 : 163-173.

Évolution dans le temps et l'espace des Gastéropodes marins dans la Province Nordique depuis le Miocène

par Philippe Brébion

Résumé. — Au Miocène inférieur et moyen, les Gastéropodes de la mer du Nord ne se distinguent pas fondamentalement de ceux de la province atlanto-méditerranéenne. À partir du Deurnien, on note un fort refroidissement marqué par la disparition de nombreuses formes chaudes et suivi par une nouvelle période d'extinction au début du Quaternaire (Prétiglien = Ludhamien — Thurnien = Butleyen). Parallèlement, on observe la venue progressive, à chaque étage, de coquilles nouvelles d'origine boréale. L'évolution est achevée avec la première glaciation où l'on a une faune boréale composée en majeure partie d'espèces encore vivantes. La fermeture du Pas-de-Calais empêche la remontée d'espèces chaudes au cours des interglaciaires. Dans la Manche, le Pliocène est complet et montre également un refroidissement continu mais avec un fort décalage thermique. Les éléments boréaux ne se manifestent que faiblement et en fin de période. Ce n'est que dans le Butleyen de l'île de Man et dans l'Icénien supérieur d'Irlande qu'on remarque une faune boréale. En revanche, dans le Cotentin, une faune de type franco-ibérique datée du premier interglaciaire (Antien = Tiglien) n'a rien à voir avec celles contemporaines de la mer du Nord. L'harmonisation des faunes de part et d'autre du Pas-de-Calais, lors des phases interglaciaires, ne sera possible qu'après l'ouverture de celui-ci (Holsteinien).

Abstract. — During the lower and middle Miocene, the North Sea Gastropods were not fundamentally distinguished from those in the Atlanto-Mediterranean province From the Deurnian on, a strong fall in temperature has been noticed, it was characterized by the disappearance of numerous warm forms and followed by a new extinction period at the beginning of the Quarternary (Pretiglian = Ludhamian — Thurnian = Butleyan). In the same way the progressive arrival, at each stage, of new shells of boreal origin has been observed. The evolution was achieved after the first glaciation, where there was a boreal fauna consisting mostly of species still alive. The closing of the Pas-de-Calais prevented the raising of warm species during the Interglacials. The Pliocene was complete in the Channel and also presented a decrease in temperature, continuous but with a big thermal difference. Boreal elements appeared only sparsely and at the end of the era. Only in the Manx Butleyan and in the Irish upper Icenian has a boreal fauna been noticed. On the other hand, the Franco-Iberian-typed fauna in the Cotentin dating from the first Interglacial (Antian = Tiglian) had nothing to do with the contemporary fauna of the North Sea. The harmonizing of faunas on each side of the Pas-de-Calais, during the interglacial phases, was only possible after it was opened (Holsteinian).

P. Brébion, *Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8 rue Buffon, 75005 Paris.*

La province celtique, subdivision de la grande province celto-boréale, s'étend de nos jours de la mer du Nord à la Manche. L'unité relative de la faune des Gastéropodes s'explique en partie par l'ouverture du Pas-de-Calais. Mais celui-ci ne s'est constitué que récemment et l'isthme qui le remplaçait constituait une limite biogéographique.

Cette province septentrionale était autrefois plus restreinte et son extension méridionale limitée à la mer du Nord. Au cours des temps, en raison du refroidissement, elle s'individualise de plus en plus et fait sentir son influence vers le Sud-Ouest. Le Quaternaire, avec son alternance climatique, complique le phénomène. Grâce à des travaux récents, les faunes pliocènes et pléistocènes de la Manche et de la mer d'Irlande sont désormais assez bien connues, et il est possible de suivre l'intégration progressive de ce secteur au domaine nordique (nombreux gisements découverts en Normandie : Pierrepont en Cotentin, Cricqueville, sondages de Cl. Pareyn dans le Cotentin, Hauteville, Luc-sur-Mer ; en Bretagne : Saint-Brieuc : en Irlande : Killincarrig).

Pour ce qui est de la mer du Nord j'ai utilisé entre autres les travaux de F. W. Harmer et P. E. P. Norton (East Anglia), M. Glibert (Belgique), L. B. Rasmussen (Danemark), W. Hinsch, C. O. Van Regteren Altena, A. W. Janssen (Pays-Bas, Allemagne du Nord).

Le Néogène nordique

Au Miocène inférieur et moyen les faunes ne présentent qu'une originalité réduite par rapport à celles de la région atlanto-méditerranéenne que l'on observe du Massif Armoricain à l'Angola. Elles sont nettement plus pauvres et certaines formes liées à des eaux très chaudes, comme les Strombes, font défaut. Les genres particuliers à ce secteur ne sont pas très nombreux : *Sipho, Liomesus, Streptochetus, Aquilofusus.* On note surtout un fort endémisme au niveau des espèces, mais il n'y a là rien d'exceptionnel : un tel endémisme se retrouve ailleurs, particulièrement dans les faluns de Touraine où il est considérable.

Malgré des données encore insuffisantes, il paraît évident qu'un important changement climatique a eu lieu au Deurnien et dans les dépôts contemporains de Gram et Sylt. Bien des genres tropicaux disparaissent, quelques éléments pliocènes font leur apparition, les influences boréales demeurent faibles. Ce refroidissement très sensible ne se retrouve pas en Méditerranée où le Miocène supérieur jouit toujours d'une température élevée : on connaît des récifs au Messinien. Dans cette région, le tournant climatique a lieu au début du Pliocène ; il y a donc un décalage par rapport au nord de l'Europe.

La stratigraphie du Pliocène pose quelques problèmes car les corrélations entre les Crags anglais et continentaux sont discutées. Un malacologiste aussi averti que M. Glibert, en continuité avec les travaux plus anciens de F. W. Harmer, a proposé un certain parallélisme des couches de chaque côté de la mer du Nord. Je ne puis que confirmer son point de vue. Le Prétiglien, avec lequel débute le Quaternaire hollandais, ne peut être contemporain du Waltonien ni du Newbournien anglais trop chauds et trop archaïques, mais il correspond au Butleyen (= Thurnien).

On distingue trois étages marqués par une constante dégradation thermique. L'analyse climatique est compliquée par le mélange dans les différentes faunes d'espèces de significations contradictoires. Il semble que l'on puisse faire état successivement d'associations de type méditerranéen (Gedgravien = Kattendijkien), déjà réalisée au Deurnien, de types franco-ibérique (Waltonien s.s. = Scaldisien s.s.) et celtique (Newbournien = Merxémien). Il est absolument exclu de placer une glaciation à un niveau quelconque de cette série. L'évolution faunique se traduit par des vagues successives, autant que d'étages, de coquilles boréales, tandis que les coquilles méridionales, héritées du Miocène, subsistent en grande quantité

malgré la disparition d'une importante fraction au Miocène supérieur. Leur extinction, au moins locale, est très progressive durant cette période. La proportion des formes encore vivantes va en augmentant mais est toujours minoritaire. Au Pliocène supérieur, on assiste à une diminution de la profondeur marine.

Notons au début du Pliocène la survivance des genres méridionaux suivants : *Opalia, Amaea (Clathroscala), Xenophora, Asthenotoma (Drilliola), Phasianema.* D'autres de signification voisine se maintiennent pendant toute la période : *Ficus, Scaphella, Terebra, Vermetus, Seila, Natica, Acirsa, (Plesiocirca), Semicassis, Desmoulea, Cancellaria, Vexillum, Turris, Pyramidella, Crenilabium*, etc.

Inversement, dès le Gedgravien apparaissent des formes nordiques nouvelles : *Pilidium, Puncturella, Calliostoma (Eucasta), Laiocochlis, Trichotropis, Velutina, Searlesia, Atractodon, Admete.* Au Waltonien nous avons en plus : *Scala (Boreoscala), Trophonopsis (Boreotrophon), Nucella, Buccinum* (encore rare), *Neptunea* (avec surtout des formes sénestres), *Oenopota.* En fin de période les *Neptunea* dextres prennent une certaine importance, les Buccinidae culminent avec la venue des genres *Anomalosipho, Volutopsius, Jumala.* Citons encore *Bulbus (Amauropsis), Menestho (Amaura)* et peut-être quelques autres de détermination incertaine.

Le Quaternaire nordique

Il est surtout représenté par les trois premiers étages du Pléistocène où l'on récolte une faune boréale qui se modifie relativement peu, car les apports méridionaux sont inexistants dans la phase interglaciaire qui correspond au deuxième étage. Les communications avec le sud ne peuvent s'effectuer que par le nord de l'Écosse où la température de l'eau demeure trop basse. Le changement climatique par rapport au Pliocène est assez brutal, comme on le voit en East Anglia lorsque l'on passe du Newbournien au Butleyen. On remarque surtout la quasi-disparition des espèces chaudes tandis que l'apparition de formes boréales nouvelles est limitée. En même temps on observe un affaiblissement de la profondeur des eaux. Celui-ci, déjà amorcé à l'étage précédent, s'accentuera encore à l'Icénien. Enfin, les espèces fossiles, désormais fortement minoritaires, se raréfient régulièrement et ne seront plus que des survivances à partir du troisième cycle glaciaire.

Les coquilles méridionales qui subsistent au tout début du Quaternaire ne représentent plus qu'une fraction très faible de la faune en terme de biomasse, même si elles sont relativement nombreuses : *Littorinopsis, Natica, Galeodea, Narrona, Scaphella, Gemmula, Clavus.* Elles disparaissent à la fin de la première période glaciaire.

Traditionnellement en Angleterre on distingue les trois étages suivants : Butleyen (première glaciation), Crag de Norwich, Crag de Weybourne (deuxième glaciation plus froide que la précédente) ; ces deux derniers constituent l'Icénien. Le sondage de Ludham (P. E. P. Norton, 1967) a permis une nouvelle chronologie tout à fait comparable à la précédente, bien que les correspondances ne soient pas universellement admises : Ludhamien — Thurnien, Antien, Baventien. Notons que la base du Ludhamien comble en partie le hiatus qui séparait le Pliocène du Quaternaire. Sur le Continent, la série équivalente est la suivante : Prétiglien, Tiglien, Eburonien.

Je ne mentionne que pour mémoire l'intéressant gisement des Lenham beds dans le Kent

dont la faune, que j'ai pu examiner, est pauvre et mal conservée. D'après les citations anciennes, on remarque quelques formes chaudes qui indiqueraient une datation plus ancienne que tous les autres dépôts quaternaires. Mais il est difficile de se prononcer à partir de très médiocres échantillons.

Si l'on effectue une comparaison avec la Méditerranée, on constate encore une fois que la rupture climatique qui accompagne le début du Pléistocène est plus précoce ; elle est en effet sensible dès la première époque glaciaire, alors que dans les régions méridionales on ne l'observe que dans la seconde période (Calabrien).

Au-dessus de ces formations anciennes, il y a quelques gisements isolés à divers niveaux dont la datation n'est pas toujours évidente, comme par exemple Bridlington. La rareté des espèces éteintes rend impossible l'utilisation des méthodes biostratigraphiques habituelles. Il est curieux de constater l'absence presque complète de dépôts marins d'âge waalien-pastonien ou cromérien. On connaît leur équivalent en Méditerranée (Emilien, Sicilien transgressif) et au Maroc (Messaoudien, Maarifien). Le Pastonien mal connu se distingue peu du Baventien. L'étage le plus caractérisé, l'Éemien, correspond à un certain réchauffement comme le Tyrrhénien contemporain.

Le Quaternaire de l'Île de Man et de la mer d'Irlande

Le Néogène n'a pas encore été découvert dans ce secteur. Remarquons toutefois que la localité de St-Erth, à l'extrémité de la Cornouaille anglaise, attribuée au Pliocène moyen (Walton), ne présente aucune influence boréale malgré une position géographique favorable.

Il existe trois gisements quaternaires à caractère froid correspondant certainement à des périodes glaciaires, car à l'inverse de la mer du Nord, lors des périodes de réchauffement interglaciaire, les formes méridionales peuvent facilement se répandre à partir de la Manche où elles sont bien connues (Pierrepont en Cotentin).

On a cru déceler dans les récoltes provenant de l'île de Man (Manx drift) un mélange de coquilles d'âges différents (F. W. Harmer, 1914-1925). En fait, la faune rappelle beaucoup celle du Butleyen tant par la proportion des éléments boréaux que par celle des espèces actuelles. Il y a seulement une nuance un peu plus chaude qui s'explique facilement par la situation de l'île. On note la présence de certaines formes aujourd'hui éteintes, inconnues dans le bassin nordique et appartenant à des genres méridionaux : *Murex*, *Fusus*, *Euthria*. Trois cas moins nets sont encore à signaler : *Desmoulea conglobata* (Br.), sans signification biogéographique au Pliocène, n'est plus signalée au Quaternaire dans l'East Anglia et aujourd'hui le genre est ouest-africain : *Hinia (Tritonella) kermodei* (Kendall), répandue au sud du Massif Armoricain au Néogène, est incertaine dans le Pliocène nordique qu'elle ne dépasse pas ; *Vexillum ebenum* (Lmk) abandonne la province nordique à la fin du Pliocène et est toujours vivante en Méditerranée. En règle générale, les influences septentrionales sont un peu moins prononcées que dans le Butleyen. Le genre *Searlesia* y est particulièrement répandu. Le genre *Neptunea* est représenté par l'espèce senestre *N. (Sulcosipho) contraria* (L.) qui de nos jours ne vit plus dans les régions boréales. Dans le Crag, à la même époque, il y a une large prédominance des espèces dextres, *N. despecta* (L.) et *N. antiqua* (L.), de cachet beaucoup plus nordique.

Un gisement analogue existe à Killincarrig près de Wicklow en Irlande. La faune en est mal connue. Le genre *Searlesia* est également abondant (N. F. MAC MILLAN, 1938).

Toujours en Irlande, les Wexford gravels sont plus récents et plus froids (F. W. HARMER, 1914-1925). Les coquilles chaudes subsistantes y sont très rares : on ne peut que citer *Vermetus triqueter* Biv., qui ne se montre pas en East Anglia au-dessus du Pliocène, et *Mitraria cornuta* (L.) qui n'y a jamais pénétré. Toutes deux vivent encore en Méditerranée. Le genre *Searlesia*, rare dans le Crag après le Butleyen, a disparu. Les *Neptunea* dextres cohabitent avec les formes sénestres. La proportion relativement importante des espèces éteintes et l'aspect très archaïque de certains spécimens de *Nucella lapillus* (L.) se rapportant à la sous-espèce *incrassata* (Sow.) interdisent de proposer un âge plus récent que le Crag de Weybourne, c'est-à-dire le Baventien, dont il se rapproche beaucoup avec, là encore, une nuance méridionale.

NEOGENE ET QUATERNAIRE MARINS DE L'EUROPE OCCIDENTALE ET SEPTENTRIONALE

	Glaciations	Nord Allemegne	Belgique Pays-Bes Nord Frence	East Anglia		Sondege de Ludham (Angleterre)	Menche Mer d'Irlande	Golfe ligérien	Aquiteine	Portugal Golfe de Cedix
PLEISTOCENE	W									Néotyrrhénien
		Eémien	Eémien				Heuteville Selsey Baie de St-Brieuc	Meillezeis		Tyrrhénien
	R			Bridlington?			Luc-sur-Mer Tancarville Fosse Marmitaine			
			Herzeele	Hopton? Billockby?						Milazzien
	M			Corton Beds						
			(Cromérien)	(Cromérien)						
	G									
						Pestonien				
	D		Eburonien	Weybourne	Icenien	Beventien	Wexford gravels			
			Tiglien	Norwich		Antien	Pierrepont en Cotentin			
	B		Prétiglien	Butleyen	Upper Red Crag	Thurnien / Ludhamien sup. / Ludhamien inf.	Killincerrig Menx drift			
PLIOCENE	sup.		Merxémien = Amstélien / Austruweel = Poederlien	Newbournien / Little Oakley	Red Crag		Blainville s/mer Cricqueville Le Brumannerie			Pliocène de Lisbonne et de S.O. Espegne
	moy.		Sceldisien s.str. (Lillo)	Weltonien s.str. / Boytonien	Coralline Crag		St Erth Bosq d'Aubigny Selsouef	Redon		
	inf.		Kattendijkien	Gedgravien s.str.			Gourbesville Bohons			
MIOCENE	sup.	Sylt	Deurnien					Redonien de Vendée-Nanteis		Miocène de Lisbonne et de l'Algarve
		Grem						Redonien d'Anjou et Bretagne: niv. sup.		
		Langenfeld					Fécemp	niv. inf.		
	moy.	Reinbeck-Dingden	Anversien: Anvers				Savignéen de nord Bretagne et Cotentin	Savignéen: Beugnon	Sellomacien	
		Hemmoor	Edegen					Pontilévien = Langhien	Menciet	
	inf.	Vierland							Burdigalien	
									Aquitanien	

Le Néogène de la Manche

Le Miocène offre peu d'intérêt. Au nord de la Bretagne et dans le Cotentin les faluns de faciès savignéen sont très pauvres en Gastéropodes. En Normandie, le gisement de Fécamp (P. Bassompierre *et al.*, 1972) n'a fourni qu'une faune réduite de cachet très méridional qui ne se distingue pas de celle des localités les plus anciennes du Redonien d'Anjou et de Bretagne. Notons que les dépôts très fossilifères du golfe ligérien montrent déjà l'intrusion croissante d'éléments nordiques de caractère atténué et cela dès l'époque des faluns langhiens de Touraine où l'on récolte exceptionnellement le genre *Liomesus* propre à la mer du Nord (M. Glibert, 1952).

Le Pliocène très complet s'observe en Normandie et en Cornouaille anglaise. Il est intermédiaire climatiquement entre celui du bassin nordique et celui de la Méditerranée dont il constitue en quelque sorte une variante appauvrie surtout en début de période. Il possède également des éléments propres en proportion relativement élevée mais qui diminuent avec le temps. Les influences septentrionales ne sont pas considérables mais vont en augmentant.

On observe comme dans le Crag trois étages de plus en plus frais avec des associations de types respectivement semi-tropical : Gourbesville (G. Dollfus, 1905), méditerranéen : Bosq d'Aubigny (E. Vieillard et G. Dollfus, 1875), St-Erth (F. W. Harmer, 1914-1925) et franco-ibérique : Cricqueville (C. Pareyn *et al.*, 1983), sans doute Blainville-sur-Mer (A. Chavan et J. Coatmen, 1943). Il y a un départ important de formes chaudes au début du Pliocène moyen. Les apports de formes septentrionales sont de deux sortes. Au Pliocène inférieur on remarque un certain nombre de coquilles de caractère nordique atténué héritées du fond miocène de la région et encore chaudes (*Terebra exilis* Bell, etc.). Au niveau supérieur il y a apparition de quelques espèces boréales connues seulement par un petit nombre d'échantillons, souvent avec un décalage chronologique par rapport au Crag. La découverte de *Tectonatica affinis* (Gm.), la seule ayant une certaine importance, permet une corrélation précise avec l'Angleterre (niveau de Little-Oakley-Newbournien). Citons encore *Nucella tetragona* (Sow.), *Boreotrophon* sp., *Buccinum undatum* L., *Sipho* sp., toutes très rares.

Il est difficile d'effectuer une comparaison avec le Pliocène de Lisbonne de type méditerranéen. Dans cette région, l'évolution des faunes à la même époque est beaucoup plus faible. En revanche, au sud de la Bretagne, il existe à Redon (Saint-Jean-la-Poterie) un Pliocène moyen très voisin de celui de la Manche avec quelques différences qui s'expliquent par la latitude plus basse du gisement (P. Brébion *in* J. Chauvel, 1956).

Les récents sondages de Cl. Pareyn dans le Cotentin ont fourni des données pour une nouvelle échelle stratigraphique. On a distingué successivement (A. Lauriat-Rage, 1986 ; Y. Le Calvez, 1987) les niveaux des Bohons, de Selsouef, de la Brumannerie. Seul ce dernier a livré des Gastéropodes en abondance qui sont identiques à ceux du gisement de Cricqueville dans le Calvados estimé cependant plus tardif. L'un et l'autre constituent pour moi le Pliocène III.

Le Quaternaire ancien de la Manche

Il est exclusivement connu dans le Cotentin à Saint-Sauveur et Saint-Nicolas de Pierrepont. De nouvelles et riches récoltes m'ont amené à modifier les idées émises en 1976 à partir d'un matériel réduit.

On remarque pour la première fois dans la Manche la présence massive de coquilles boréales qui se sont introduites lors de la première glaciation et se sont maintenues sur place malgré un important réchauffement car nous sommes dans un interglaciaire. À vrai dire, les migrantes ne sont pas très froides car, de nos jours, la plupart peuplent non seulement la province celtique mais descendent jusqu'au Portugal. Il faut encore signaler le fait que les dépôts sont très peu profonds et que beaucoup de ces formes froides sont médiolittorales, c'est-à-dire peuplent une zone particulièrement sensible aux conditions atmosphériques. La composante infralittorale de la faune est moins marquée dans le sens de la nordicité.

Les éléments boréaux les plus répandus sont : *Littorina littorea* (L.), *Tectonatica affinis* (Gm.) (le plus septentrional de tous), *Nucella lapillus incrassata* (Sow.), *Buccinum undatum* L. et *Neptunea (Sulcosipho) contraria* (L.) qui au Quaternaire abandonne progressivement le domaine nordique pour peupler l'Atlantique et la Méditerranée. Citons encore, mais beaucoup moins fréquents *Littorina obtusata* (L.) et *L. saxatilis* (Ol.), *Tectonatica occlusa* (Wood), *Lacuna vincta* (Mtg.), *Sipho* sp., *Neptunea despecta* (L.) (un exemplaire unique de petite taille), *Oenopota* sp. Diverses formes, présentes dans le Butleyen de l'île de Man, sont inconnues à Pierrepont : *Searlesia*, *Boreotrophon* ; ou elles sont très rares : *Oenopota*, *Sipho*. Enfin, *Nucella tetragona* (Sow.), de caractère à vrai dire archaïque, et *Boreotrophon*, non récoltées ici, étaient connues localement au Pliocène supérieur. Il est probable qu'un plus grand nombre d'espèces boréales vivaient dans la Manche lors de la première phase glaciaire mais l'ont quittée par la suite.

Inversement, on rencontre dans la faune de nombreuses espèces chaudes qui, en règle générale, ne sont pas les mêmes qu'au Pliocène supérieur car celles-ci ont disparu. On peut se demander s'il y eu renouvellement parmi des formes de signification identique après la phase froide ou si, au contraire, la diversité des récoltes n'est due qu'à la pauvreté relative des faunes étudiées, chacune n'offrant à l'observateur qu'une part assez faible de l'ensemble des coquilles qui vivaient à cette époque. En fait, chaque hypothèse peut avoir sa part de vérité. Ajoutons que dans l'Irlande et l'île de Man, les coquilles de ce type sont encore différentes.

Nous pouvons citer comme formes méridionales : *Clanculus*, *Crepidula*, *Petaloconchus*, *Seila*, *Gyroscala*, *Sigaretus*, *Fossarus*, *Mitrella*, *Cancellaria*, *Raphitoma histrix* (Jan), toutes à vrai dire peu répandues sauf dans une certaine mesure : *Seila*, *Petaloconchus* et *Gyroscala*.

En tenant compte de ces diverses composantes, la faune ne paraît guère plus froide qu'au niveau de la Brumannerie-Cricqueville à la fin du Tertiaire. Il y a une différence considérable avec la mer du Nord où toutes les faunes du Pléistocène ancien sont boréales. La colonisation du littoral de l'Europe occidentale par les coquilles nordiques n'a pas été suffisante pour unifier les régions.

Pierrepont se place dans l'interglaciaire Biber-Donau entre les dépôts glaciaires de l'île de Man et de l'Irlande, au même niveau que le Tiglien ou l'Antien. Si la proportion des formes éteintes est un peu imprécise, du fait de la relative pauvreté de la faune et de l'incertitude concernant certaines déterminations, l'aspect très archaïque de *Nucella lapillus* (L.) exclut toute datation un tant soit peu récente dans le Pléistocène telle que le deuxième interglaciaire (Waalien ou Pastonien).

Notons le caractère assez exceptionnel de la découverte d'un dépôt de cet âge, c'est-à-dire le Précalabrien. On ne connaît rien d'équivalent dans tout l'Atlantique eurafricain.

Le Quaternaire récent de la Manche

Il y a un important hiatus dans nos observations car aucun dépôt n'a été découvert depuis le Waalien jusqu'à l'Holsteinien. Il faut descendre au sud du Portugal pour trouver un Milazzien très banal contemporain de cet étage (G. Zbyszewski, 1958). Dans la mer du Nord, tous les gisements signalés sont plus récents que le Cromérien.

Au sud de l'Angleterre, la localité classique de Selsey (F. W. Harmer, 1914-1925), d'âge éémien, a fourni une faune riche en petites coquilles donc plus difficile à analyser. On y remarque sept espèces de caractère méditerranéen et franco-ibérique. Récemment, on a reconnu le même étage sur la côte nord de la Bretagne, notamment à Saint-Brieuc où, parmi une faunule banale, figure en abondance *Astraea rugosa* (L.) qui de nos jours ne dépasse pas la Gironde au nord. À titre de comparaison, en Vendée, le gisement de Maillezais a donné deux espèces dont *Cerithium vulgatum* Brug. aujourd'hui méditerranéen (renseignement inédit). Le caractère chaud de l'interglaciaire Riss-Wurm est partout visible (Tyrrhénien, Ouljien, plage de 12-15 m au cap d'Espichel, Portugal).

Deux dépôts à faune un peu plus fraîche qu'aujourd'hui sont à signaler à des niveaux proches de l'Éémien. Saint-Luc-sur-Mer dans le Calvados (J. Pellerin *et al.*, 1987) paraît lié à un interstade de réchauffement dans le Rissien ; on y a récolté, entre autres, trois formes froides actuellement rares dans la Manche : *Lacuna vincta* (Mtg.), *Boreotrophon truncatus* (Ström.), *Oenopota turricula* (Mtg.). Hauteville, dans le Cotentin, se situe à la limite inférieure du Wurm. Les caractères sont analogues, citons : *Tectonatica affinis* (Gm.) et *Oenopota turricula* (Mtg.) (J. P. Lautridou *et al.*, 1983).

CONCLUSIONS

La province nordique se différencie de plus en plus au cours du Néogène grâce au remplacement d'une part considérable de la faune traditionnelle chaude par une autre faune d'origine septentrionale et beaucoup plus froide. L'évolution est très progressive ; le renversement des tendances se situe vers le Pliocène moyen. Les dernières formes chaudes disparaissent avec le Quaternaire et, au cours de cette période, l'eau est constamment froide mais avec des oscillations en fonction de l'alternance des glaciaires et des interglaciaires.

L'expansion vers le Sud-Ouest est très précoce mais demeure longtemps assez limitée. Elle se traduit par l'intrusion tout d'abord de coquilles traditionnelles de la province nordique et ensuite, mais seulement à la fin du Pliocène, de quelques espèces boréales. Ce n'est qu'au début du Pléistocène, lors de la première glaciation, que la région de la mer d'Irlande est intégrée au domaine nordique. La Manche devait présenter des caractères voisins en plus atténués. Au premier interglaciaire marqué par un fort réchauffement, la faune de la Manche est de type portugais, contrastant violemment avec celle de la mer du Nord, de type boréal, très peu affectée par le changement climatique. La mer d'Irlande était sans doute plus proche de la Manche que de cette dernière. La seconde période glaciaire voit réapparaître des conditions

analogues à la première. Ensuite, il est difficile de suivre l'évolution des faunes faute de données suffisantes. En règle générale, la limite biogéographique entre les domaines atlantiques et nordiques, très mouvante, se situe d'autant plus au Sud que la température est plus basse, et d'autant plus au Nord qu'elle est plus élevée. De nos jours, bien que nous soyons dans un interglaciaire, la Manche appartient à la province septentrionale. Deux faits expliquent ce phénomène : d'une part le caractère atténué de notre interglaciaire qui n'est peut-être qu'un interstade au sein de Wurm, ensuite, l'ouverture du Pas-de-Calais qui a permis des échanges fauniques avec la mer du Nord (Holsteinien).

Les conclusions présentées ici le sont exclusivement à partir de l'étude des Gastéropodes. Il est évident qu'en se basant sur d'autres méthodes, on aboutirait à des résultats différents. Ainsi, les corrélations entre couches un peu éloignées sont l'objet de discussions. D'un autre côté, la répartition dans le temps et dans l'espace des espèces varie beaucoup selon les groupes envisagés. J'indiquerai à titre d'exemples les travaux en cours sur les Foraminifères, les Bivalves, les pollens.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BASSOMPIERRE, P., P. BRÉBION, E. BUGE, A. LAURIAT-RAGE, Y. LE CALVEZ et P. MARTIN, 1972. — Le gisement redonien de Fécamp (Seine-Maritime). *Bull. Bur. Rech. géol. min.*, 2e sér., sect. 1 (1) : 29-48, 2 fig., 2 pl., 5 tabl.

BRÉBION, P., 1970. — Les Gastéropodes pliocènes du Hâvre-de-Blainville (Cotentin). *C. r. Séanc. Soc. géol. Fr.*, fasc. 2 : 47-48.

— 1972. — Paléogéographie des Gastropodes du Pliocène atlanto-méditerranéen. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., n° 50, Sciences de la Terre 8 : 17-34.

— 1981. — Paléobiogéographie des Gastropodes néogènes et quaternaires dans le domaine occidental de l'ancien continent. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **3**, Sect. C, (2) : 205-208.

BRÉBION, P., et J. BRUNET, 1973. — La limite Pliocène-Pléistocène dans le domaine européen nord occidental. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., n° 129, Sciences de la Terre 21 : 1-13.

BRÉBION, P., E. BUGE, G. FILY, A. LAURIAT, J. P. MARGEREL et Cl. PAREYN, 1976. — Le Quaternaire ancien de St. Nicolas et St. Sauveur de Pierrepont (Manche). *Bull. Soc. linn. Normandie*, **104** (1973-1974) : 70-106, 5 fig., 2 pl., 3 tabl., 1 carte.

CAMBRIDGE, P. G., 1973. — A review and guide to the Neogene and lower Pleistocene deposit of East Anglia. Congr. de Christchurch, p. 1-18.

CHAVAN, A., et J. COATMEN, 1943. — Étude paléontologique et stratigraphique du Hâvre de Blainville-sur-Mer (Manche). *Bull. Soc. géol. Fr.*, ser. 3, **13** : 159-176, 5 fig.

DOLLFUS, G., 1880. — Esquisses des terrains tertiaires de la Normandie. *Bull. Soc. geol. Normandie*, **6** : 478-520.

— 1905. — Faune malacologique du Miocène supérieur de Gourbesville (Manche). Ass. fr. Av. Sci., Congr. Cherbourg : 358-371.

GLIBERT, M., 1957-1960. — Gastéropodes du Diestien, du Scaldisien et du Merxémien de la Belgique. *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, **33** (36) ; **34** (15) ; **35** (10) ; **36** (33) : 134 p., 5 pl.

— 1958. — Tableau stratigraphique des Mollusques du Néogène de la Belgique. *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, **34** (32) : 1-20.

— 1963. — Révision de la faune du Diestien typique. *Mém. Soc. géol. Belg.*, Bruxelles, 1962, sér. in-8°, n° 6 : 40-55, 2 tabl.

GLIBERT, M., et J. DE HEINZELEIN, 1957. — La limite plio-pléistocène dans le bassin de la mer du Nord. *Geol. en mijnbouw.* (n. sér.), 19e année : 267-271.

HARMER, F. W., 1914-1925. — The Pliocene Mollusca of Great Britain. *Paleont. Soc.*, **66, 67, 70-73, 75, 96** : 900 p., 65 pl.

HINSCH, W., 1972. — Biostratigraphie des Miozäns im Raum von Wacken (Westholstein). *Geol. Jber. Hanovre*, **4** : 3-41, 6 fig., 9 tabl.

— 1972. — Mollusken-Biostratigraphie des Miozäns und Chatts im Südteil des Kreises Herzotum Lauenburg (Schleswig-Holstein). *Meyniana*, Kiel, **22** : 63-70, 1 fig., 4 tabl.

— 1973. — Biostratigraphie des Miozäns im mittleren Schleswig-Holstein. *Meyniana*, Kiel, **22** : 53-67, 2 fig., 5 tabl.

JANSSEN, A. W., 1967. — Beiträge zur Kenntnis des Miocäns von Dingden und seiner Molluskenfauna. 1. Geologica et Palaeontologica, Marburg, **1** : 115-173, 8 fig., 17 pl.

— 1969. — Beiträge zur Kenntnis des Miocäns von Dingden und seiner Molluskenfauna. 2. Geologica et Palaeontologica, Marburg, **3** : 153-193, 12 fig., 8 pl.

— 1972. — Die Mollusken-Fauna der Twistringer Schichten (Miocän) von Norddeutschland. *Scr. geologica*, Leiden, **10** : 96 p., 42 fig., 11 pl.

— 1984. — An account of the Cancellariidae of Winterswijk-Miste (Miocene, Hemmoorian), the Netherlands. *Scr. geologica*, Leiden, **68** : 34 p., 4 fig., 6 pl.

LAGA, P. G., 1982. — Les dépôts néogènes de la Belgique, guide d'excursion (G.F.E.N.), Soc. Géol. Belgique. 35 p., 21 fig.

LAURIAT-RAGE, A., 1986. — Les Bivalves du Pliocène de Normandie. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **8**, sect. C, (1) : 3-51, 4 pl., 14 tabl., 3 fig.

LAUTRIDOU, J. P., *et al.*, 1983. — Le Quaternaire de Normandie. *Bull. Centr. Géomorph. Caen*, n° 26 : 160 p.

LE CALVEZ, Y., 1987. — Les Foraminifères du Pliocène de Normandie. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **9**, sect. C, (2) : 123-150, 3 pl., 4 tabl.

MAC MILLAN, N. F., 1938. — On an occurance of Pliocene shells in Co Wicklow. *Proc. Liverpool geol. Soc.*, III, **17** : 255-266, 1 pl.

MITCHELL, G. F., 1973. — The late Pliocene marine formation at St. Erth, Cornwall. *Phil. Trans. R. Soc.*, London, **266** (874) : 37 p., 4 tabl., 16 fig.

MITCHELL, G. F., *et al.*, 1973. — A correlation of Quaternary deposits in the British Isles. *Spec. Rep., Geol. Soc. London*, n° 4 : 99 p.

NELSON, C. M., et Th. PAIN, 1986. — Linnaeus' Neptunea (Mollusca : Gastropoda). *U. S. Geol. Surv. Reston, Virginia*, n° 88 : 291-305, 6 fig.

NORTON, P. E. P., 1967. — Marine molluscan assemblages in the early Pleistocene of Sidestrand, Bramerton and the Royal Society borehole at Ludham, Norfolk. *Phil. Trans. R. Soc.*, London, **253** (784) : 161-200, 1 fig., 8 tabl.

PAREYN, C., P. BRÉBION, E. BUGE, R. P. CARRIOL, A. LAURIAT-RAGE, Y. LE CALVEZ et J. ROMAN, 1983. — Le gisement pliocène de Cricqueville-en-Bessin (Calvados). Étude géologique et paléontologique. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **5**, Sect. C, (4) : 367-405, 2 pl., 3 fig., 4 tabl.

PELLERIN, J., P. BRÉBION, M. HELLUIN, J. T. HOLLIN, A. LAURIAT-RAGE, D. LEFEBVRE et G. H. MILLER, 1987. — Données nouvelles sur le gisement marin quaternaire + 14,5/ + 15,7m NGF du Cimetière de Luc-sur-Mer (Calvados). *Bull. Centr. Géomorph. Caen*, n° 32 : 99-115, 2 fig., 2 tabl.

RASMUSSEN, L. B., 1966 et 1968. — Molluscan Faunas and Biostratigraphy of the Marine younger Miocene Formations in Denmark. I. Geology and Biostratigraphy. *Geol. Surv. Denmark*, 2e sér., n° 88 : 359 p., 104 fig., 67 tabl.; II Paleontology, n° 92 : 265 p., 27 pl.

VAN DER BOSCH, M., M. C. CADEE et A. W. JANSSEN, 1975. — Lithostratigraphical and biostratigraphical subdivision of Tertiary deposits in the Winterswijk-Almedo region. *Rijk. Geol. en Min., Leiden, Scr. Geologica*, **29** : 167 p., 23 pl., 10 tabl., 2 dépl.

Van der Vlerk, M., et F. Florschutz, 1953. — The Palaeontological base of the subdivision of the Pleistocene in the Netherlands. *Verh. k. ned. Akad. Wet.*, I, **20** (2) : 58 p.

Van Regteren Altena, C. O., A. Bloklander et L. P. Pouderoyen, 1954-1964. — De fossile Schelpen van de Nederlandse stranden en Zeegaten. *Basteria*, 18, 19, 20, 25, 28 ; 18 pl.

Vieillard, E., et G. Dollfus, 1875. — Études sur les terrains crétacés et tertiaires du Cotentin. *Bull. Soc. linn. Normandie*, 2e sér., **9** : 5-185, 2 dpl.

West, R. G., 1967. — Pleistocene Geology and Biology. London, Longman, 377 p., 133 fig., 16 pl.

Wyatt Durham, J., et F. Stearns Macneil, 1967. — Cenozoic migrations of marine Invertebrates through the Bering Strait Region. The Bering Land Bridge, 18, Stanford, California : 709-739, 4 tabl.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **10**, 1988,
section C, n° 2 : 175-179.

Parazacallitinae, nouvelle sous-famille et premier Epallagidae de l'Oligocène européen (Odonata, Zygoptera)

par André NEL

Résumé. — L'auteur décrit une nouvelle sous-famille, les Parazacallitinae, avec *Parazacallites aquisextanea* n. gen., n. sp., de l'Oligocène terminal d'Aix-en-Provence. Il s'agit du premier représentant fossile, connu en Europe, de la famille des Epallagidae. L'auteur discute sa position dans cette famille et l'origine géographique de ce groupe.

Abstract. — We describe a new subfamily Parazacallitinae, with *Parazacallites aquisextanea* n. gen., n. sp., from Aix-en-Provence (Oligocene). It is the first record of that family from Europe. The position of that fossil form and the geographical origin of that group are discussed.

A. NEL, *8, avenue Gassion, 13600 La Ciotat.*

INTRODUCTION

La famille des Epallagidae tertiaires est connue par deux genres de l'Éocène américain : *Epallagites avus* Cockerell, 1924, de Green River, Colorado, et *Eodichroma mirifica* Cockerell, 1923, de Massy Creek, Brazos County, Texas, ainsi que par un genre de l'Oligocène américain : *Litheuphaea carpenteri* Fraser, 1955.

FRASER (1957 : 79) range dans cette famille le genre *Zacallites* Cockerell, 1930, avec une espèce, *Zacallites balli* Cockerell, 1930, de l'Éocène du Colorado. COCKERELL a créé pour cette espèce la famille des Zacallitidae que FRASER (1940) redéfinit et considère comme parente des familles Epallagidae et Amphipterygidae.

À ce jour, aucun représentant fossile de la famille des Epallagidae n'a été signalé dans les couches tertiaires d'Europe.

Cette famille dont le centre de répartition actuel est l'Indo-Malaisie, est représentée en Grèce, Perse, Inde, Malaisie et en Chine. Elle est absente sur le continent américain, en Australie et en Afrique.

Nous avons découvert en 1985, dans la Collection SAPORTA de Végétaux fossiles du Laboratoire de Paléobotanique du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, une libellule fossile portant l'étiquette : « Termite fossile, Aix-en-Provence ». Ce fossile est actuellement déposé dans la typothèque de l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris sous le n° IPM-R06688. L'âge des laminites d'Aix-en-Provence est Oligocène terminal.

Parazacallites aquisextanea n. gen., n. sp.

PRÉSENTATION DU FOSSILE

Empreinte des quatre ailes en grande partie superposées.

Les ailes sont apparemment encore en connexion avec des restes du thorax ; on distingue des restes charbonneux de l'abdomen, non interprétables.

La zone du ptérostigma, la base d'une aile et le champ anal d'une autre aile postérieure (?) sont très nets ; le dessin de la base de l'aile (fig. 1) a été obtenu en combinant les dessins du champ anal d'une aile postérieure avec ceux de la région costale de l'autre aile postérieure.

Les ailes sont apparemment hyalines, aucune trace de coloration n'est observée.

La région de l'aile située sous le ptérostigma est très mal conservée.

DESCRIPTION DE L'AILE POSTÉRIEURE (fig. 1)

Deux anténodales primaires présentes, très nettes ; deux anténodales secondaires entre les primaires, quatorze à quinze anténodales toutes strictement alignées ; dix-huit nervures postnodales environ ; un arculus normal au niveau de la première anténodale ; secteurs de l'arculus séparés à leur base ; $R_3 + IR_3$ est arquée à son départ de Rs mais ne touche jamais R_1 sur tout son parcours ; R_{4+5} et IR_3 naissent près de l'arculus ; les espaces médians et sous-médians semblent libres ; la cellule discoïdale est rectangulaire, non traversée, deux à trois fois plus longue que large ; la base de la cellule discoïdale ne touche pas R_1 directement ; la cellule subdiscoïdale est rectangulaire, non traversée, presque identique à la cellule discoïdale ; le nodus est situé plus près de la base que de l'apex, il est normal ; le subnodus est oblique ; R_3 commence dans le prolongement du subnodus ; la nervure A_1 est non divisée et atteint le bord ventral de l'aile au-delà du niveau du nodus ; le champ anal est très développé ; on note la présence de deux nervures anales supplémentaires, A_2 et A_3 très nettes, leur origine étant peu distincte ; au moins sept rangs de cellules entre A_1 et le bord ventral de l'aile ; A_2 est presque parallèle avec A_1 mais s'en écarte légèrement ; distance entre A_1 et A_2 au bord de l'aile : 1,5 mm ; distance entre A_2 et A_3 au bord de l'aile : 2,8 mm ; distance entre Cu et A_1 au bord de l'aile : 2,2 mm ; un seul rang de cellules entre M et Cu jusqu'au-delà du niveau du nodus ; le ptérostigma surmonte huit cellules, il est non embrassé ; on note une nervure supplémentaire entre R_1 et C après le ptérostigma de 0,8 mm de long (fig. 2).

Dimensions : longueur de l'aile : 21,5 mm ; largeur maximale de l'aile au niveau du nodus : 6,5 mm ; distance de la base à l'arculus : 2,8 mm ; distance de la base au nodus : 8,2 mm ; distance du nodus à l'apex : 12,7 mm ; distance du nodus à l'arculus : 6,3 mm ; distance du nodus au ptérostigma : 7,1 mm ; longueur du ptérostigma : 3,5 mm ; largeur maximale du ptérostigma : 0,6 mm ; R_{4+5} naît à 0,7 mm de l'arculus ; IR_3 naît à 1,6 mm de l'arculus ; distance entre les nervures anténodales primaires : 1,6 mm ; longueur de la cellule discoïdale : 1,1 mm ; largeur de la cellule discoïdale : 0,4 mm ; longueur de la cellule subdiscoïdale : 1,1 mm ; largeur de la cellule subdiscoïdale : 0,3 mm.

DISCUSSION

Ce fossile appartient à la famille des Epallagidae mais diffère des représentants actuels de cette famille par la présence de deux anténodales primaires, ce qui justifie la création d'une nouvelle sous-famille, les Parazacallitinae, dont voici la diagnose :

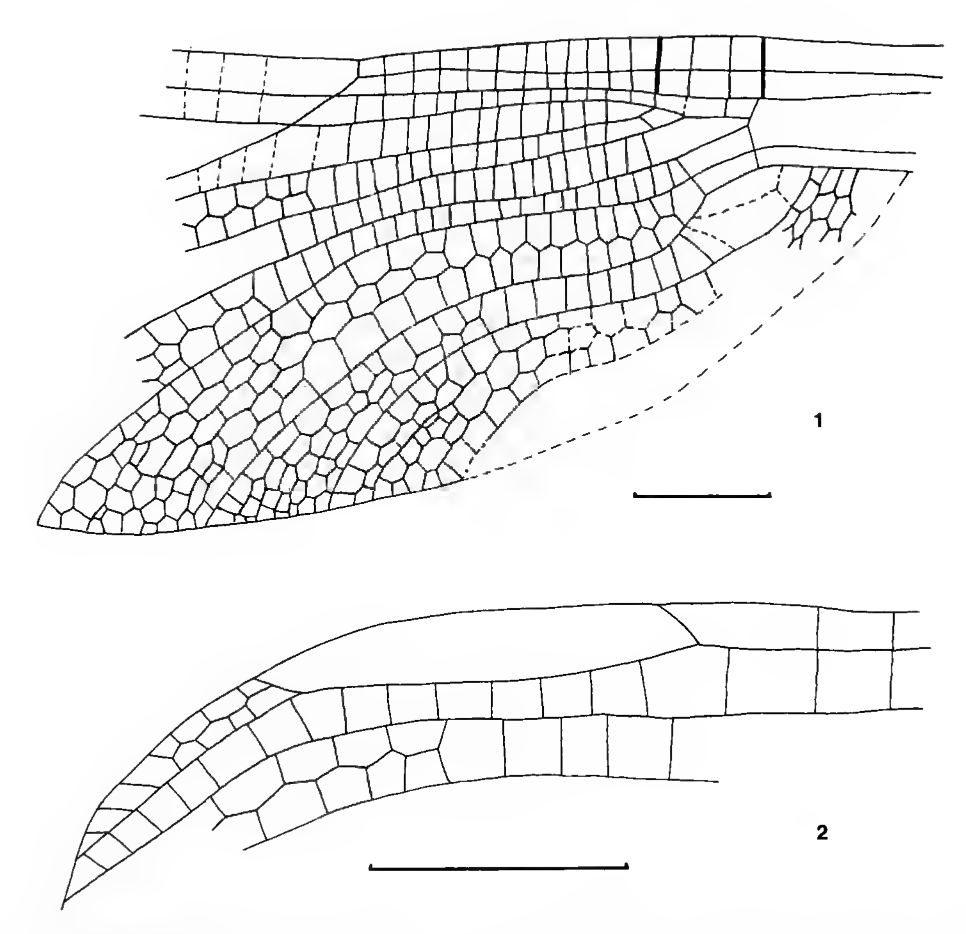


FIG. 1-2. — *Parazacallites aquisextanea* n. gen., n. sp. : 1, base de l'aile postérieure ; 2, région du ptérostigma (échelles = 2 mm).

Aile apparemment très peu pétiolée ; nervures anténodales toutes strictement alignées, deux anténodales primaires très marquées, aucune anténodale supplémentaire entre la base de l'aile et l'anténodale primaire proximale ; présence d'une courbure très marquée au départ de R_3 + IR_3 mais cette nervure n'entre pas en contact avec R_1 ; cellule discoïdale rectangulaire, deux à trois fois plus longue que large, entière ; cellule subdiscoïdale identique à la cellule discoïdale ; présence d'un arculus normal ; ptérostigma allongé, robuste ; présence de deux rangs de cellules entre C et R_1 après le ptérostigma ; nervure A_1 de forme sigmoïde ; champ anal très développé ; au moins trois nervures anales supplémentaires entre A_1 et le bord ventral de l'aile, nervures qui ne se rattachent pas nettement à la nervure A_1.

Cette sous-famille se sépare des Epallaginae Fraser, 1928, par la présence des deux nervures anténodales primaires très marquées, par l'absence d'anténodale en position proximale par rapport aux primaires, par le très grand développement du champ anal (quatre nervures anales chez *Parazacallites*, une ou deux pour les Epallaginae actuels, trois au maximum pour *Eodichroma mirifica* Cockerell ; la seule espèce d'Epallaginae présentant un champ anal aussi développé est *Litheuphaea carpenteri* Fraser).

Parazacallites aquisextanea n. sp. et *Zacallites balli* Cockerell ne sont pas directement apparentés car, bien que ces deux espèces fossiles présentent un champ anal développé et des nervures anténodales primaires, celles-ci ne sont pas disposées de la même manière chez ces deux fossiles et, de plus, le coude prononcé de R_3 + IR_3 près de sa base, absent chez *Zacallites balli*, rapproche *Parazacallites aquisextanea* de la famille des Epallagidae.

Fraser (1957 : 78) suppose que l'origine de la famille des Epallagidae est à rechercher au voisinage de la famille des Amphipterygidae : « Its origin was probably in Oceania and from some such Amphipterygid type as *Diphlebia* (Australia) ».

Si nous considérons l'évolution de la structure des nervures anténodales, *Parazacallites* présente un degré évolutif supplémentaire entre les familles des Amphipterygidae et des Epallagidae.

En effet, *Amphipteryx agrioides* Selys (Actuel, néotropical) présente deux anténodales primaires et quelques anténodales (quatre ou cinq) incomplètes entre C et Sc. Pour *Zacallites balli* Cockerell, les anténodales primaires persistent, les anténodales secondaires sont plus nombreuses (douze à quatorze) mais ne sont pas strictement alignées ; il n'existe pas d'anténodales secondaires en avant des primaires mais on note deux secondaires incomplètes entre les primaires.

Chez *Parazacallites aquisextaneae* n. gen. n. sp., les anténodales primaires persistent, les secondaires sont strictement alignées et nombreuses (treize) mais ne sont toujours pas présentes dans l'espace en avant des primaires, les deux secondaires situées entre les primaires sont complètes.

Pour *Epallage fatima* Charpentier, les anténodales primaires ne se différencient plus des secondaires, l'espace près de la base de l'aile contient des anténodales et celles-ci sont toutes strictement alignées et nombreuses (environ onze). Nous remarquons la même disposition chez *Litheuphaea carpenteri* Fraser qui présente trente-six nervures anténodales complètes, strictement alignées, toutes identiques et qui remplissent tout l'espace entre la base et le nodus.

Parazacallites aquisextanea, *Zacallites balli* et *Litheuphaea carpenteri* présentent tous trois un champ anal presque semblable, très développé, et ne sont donc pas les ancêtres directs des Epallagidae actuels, mais présentent trois lignées distinctes éteintes et parallèles, contrairement à l'opinion de Fraser (1940) : « In a previous paper, I have expressed the opinion that the Epallagidae have arisen from the Amphipterygidae, in which family the nodal complex is incomplete and Rii + iii runs straight out from Rs. Both these caracters are present in *Zacallites* but, for the rest, the venation and the general build of the insect all agree with Epallagidae, so that it may be regarded as a hitherto missing link between these two families and it thus assumes an importance which was quite unsuspected ».

Remarque d'ordre paléogéographique

La présence dans l'Oligocène terminal d'un représentant de la famille des Epallagidae indique que cette famille, déjà connue du Paléogène néarctique, avait, pendant le Crétacé-Paléogène, une aire de répartition certainement beaucoup plus vaste que la région indo-malaise où elle est actuellement confinée.

Il est regrettable que les faunes paléoentomologiques de la région indo-malaise soient si mal connues actuellement. Il est en effet possible que le véritable centre de dispersion de cette

famille ne soit pas l'Indo-Malaisie comme le suppose FRASER (1957 : 78) mais bien plutôt l'ancien continent crétacé Europe-Nord Amérique. Ces Libellules auraient ensuite, pendant l'Éocène ou l'Oligocène, envahi l'Inde et la Malaisie, puis auraient disparu d'Europe pendant le Miocène ou le Pliocène (DERCOURT *et al.*, 1985).

Si ce groupe était originaire de la plaque indienne, il serait présent en Afrique qui était reliée à l'Inde au Crétacé : ce n'est pas le cas.

Seule la découverte d'Epallagidae fossiles en Asie (Turquie, Iran, Inde, Indo-Malaisie) permettra de conclure.

RÉFÉRENCES CITÉES

COCKERELL, T. D. A., 1923. — Fossil insects from the eocene of Texas. *Am. J. Sci.*, ser. 5, **33** : 397-399, 2 fig.

— 1924. — Fossil insects in the United States National Museum. *Proc. U. S. natn. Mus.*, **64** (13) : 15 p., 2 pl.

— 1928. — A remarquable new Dragon-fly from the eocene (Odonata). *Ent. News*, 39 (10) : 297-301, pl. XIII.

DERCOURT, J., *et al.*, 1985. — Atlas, présentation de neuf cartes paléogéographiques au 1/20 000 000ᵉ s'étendant de l'Atlantique au Pamir, pour la période du Lias à l'Actuel. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Suppl., 8ᵉ sér., **1** (5) : 637-652.

FRASER, F. C., 1940. — A note on the venation of *Zacallites balli* Cockerell (upper eocene) (order Odonata). *Proc. R. ent. Soc. Lond.*, B, 9 (part 4) : 62-64.

— 1955. — An Odonate fossil wing from the Oligocene of Oregon. *Psyche*, **62** (2) : 42-44.

— 1957. — A reclassification of the Order Odonata. Royal Zoological Society of New South Wales, november 27, 1957 : 133 p.

HANDLIRSCH, A., 1906-1908. — Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Liepzig, 1430 p.

MUNZ, P. A., 1919. — A venational study of the suborder Zygoptera (Odonata) with keys for the identification of genera. *Mem. ent. Soc. Acad. nat. Sci., Philadelphia*, 3-78 p., 20 pl.

WILSON, M. V. H., 1978. — Paleogene Insect Faunas of Western North America. *Quaestiones Entomologicae*, **14** : 13-34.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **10**, 1988,
section C, n° 2 : 181-196.

Étude d'un Onychodontiforme (Osteichthyes, Sarcopterygii) du Dévonien moyen (Eifelien) du Maroc

par Najat AQUESBI

Résumé. — Des restes d'Onychodontiforme attribuables à un même individu sont décrits dans les calcaires eiféliens de la région d'Akka (sud du Maroc). Ils montrent une grande ressemblance avec le genre *Grossius* du Dévonien moyen d'Espagne et présentent déjà l'allongement des os du toit crânien que l'on rencontre chez *Onychodus*, bien qu'à un moindre degré. Une reconstitution hypothétique du toit crânien indiquerait la présence de postpariétaux assez larges postérieurement. Ce matériel confirme l'existence d'une narine antérieure très elliptique, ainsi que d'un anneau sclérotique constitué de nombreuses plaques.

Mots-clés. — Sarcopterygii, Onychodontiformes, Dévonien moyen, Maroc, Anatomie.

Abstract. — Onychodontiform remains probably belonging to the same individual are described from the Middle Devonian (Eifelian) of the Akka area (Southern Morocco). They bear close resemblances to *Grossius* from the Middle Devonian of Spain, and already display the elongation of the dermal bones of the skull-roof met with in *Onychodus*, yet to a lesser degree. A hypothetical reconstruction of the skull-roof seems to show that the postparietals still were relatively broad posteriorly. This material confirms the presence of an elliptic anterior nostril and a sclerotic ring made up of many plates.

Key words. — Sarcopterygii, Onychodontiformes, Middle Devonian, Morocco, Anatomy.

ملخص :

إن بعض رفات الاونيكضونتفورم الخاصة بنفس الشخص موصوفة في الكلسي الايفليان لناحية عقا (جنوب المغرب) . إنهم يبدون تشابها كبيرا مع الجنس كروسييس الديفوني المتوسط الاسباني ولا يبدون عرض التطويل الخصيصي لعظام القعف والمعروف عند أونيكوديس . وإن هذه الرفات تثبت وجود منخر خارجي دبري جد إهليلجي، وكذا حلقة سكيلروتيكية مكونة من عدة صفائح .

N. AQUESBI, *Ministère de l'Énergie et des Mines, Rabat Chellah, Maroc.*

Introduction

Les Onychodontiformes constituent un petit groupe d'Osteichthyens essentiellement dévoniens, généralement attribué aux Sarcoptérygiens et comprenant au moins trois genres, *Onychodus* Newberry, *Strunius* Jessen, *Grossius* Schultze, auxquels on peut éventuellement ajouter le genre *Quebecius* Schultze, dont les affinités sont toutefois incertaines.

Les Onychodontiformes sont caractérisés principalement par : 1) une double série de grandes dents parasymphysaires à double courbure (aspect sigmoïde) et à émail strié ou cannelé ; 2) la présence d'un grand infradentaire bordant ventralement le dentaire ; 3) l'absence d'interclavicule ; 4) une série d'os dermiques operculaires très réduits.

Jessen (1966) avait proposé de rassembler les genres *Onychodus* et *Strunius* (les seuls connus à cette époque) sous le nom de Struniiformes. Toutefois, le premier taxon supragénérique créé pour ce groupe était la famille des Onychodontidae (Woodward, 1891) et, par conséquent, il est préférable d'élever ce taxon au rang supérieur, sous le nom d'Onychodontiformes.

Les Onychodontiformes actuellement les mieux connus sont les genres *Strunius* et *Grossius*. *Onychodus* est connu depuis le xix[e] siècle, essentiellement par des os dermiques ou des dents isolées, mais des individus complets en ont été découverts récemment dans le Dévonien supérieur (Frasnien) de Gogo (Australie). Ce matériel est en cours d'étude et seule Andrews (1973) mentionne quelques-uns des caractères observés sur celui-ci.

Strunius, du Dévonien supérieur d'Allemagne, des pays Baltes et d'Iran (Gross, 1956 ; Jessen, 1966 ; Janvier & Martin, 1979), est connu essentiellement par des os dermiques isolés et quelques individus complets. *Grossius*, du Dévonien moyen d'Espagne, n'est connu que par un seul spécimen relativement bien conservé (Schultze, 1973), dont le crâne est préservé en trois dimensions. Quant à *Quebecius*, du Dévonien supérieur du Québec, il est connu par un exemplaire assez mal conservé et dont les caractères d'Onychodontiformes ne sont pas tout à fait évidents (Schultze, 1973).

Des restes attribués à *Onychodus* ont été signalés à diverses reprises dans le Dévonien d'Amérique du Nord, d'Europe et même d'Asie (Janvier & Martin, 1979 ; Blieck *et al.*, 1980). Dans le Dévonien du Maroc, Lehman (1976) avait également signalé quelques os dermiques isolés qui, après préparation, sont figurés à nouveau ici.

Ce nouveau matériel du Maroc, préparé chimiquement par attaque de la gangue à l'acide formique dilué, confirme la présence sinon du genre *Onychodus*, du moins d'un gros Onychodontiforme dans le Dévonien moyen du Maroc. Les restes attribuables à ce groupe (à l'exception de dents isolées) sont si rares que le moindre matériel nouveau méritait d'être décrit, d'autant plus que ce matériel du Maroc comprend un nombre important d'os dermiques du crâne peu connus (lacrymal, sus-orbitaires, tectal postérieur, etc.). Ce matériel est déposé dans la collection de l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (MNHNP), sous le sigle MCD (Maroc-Dévonien).

Situation géographique et cadre géologique

La région d'Akka, au nord-est de Tindouf, est située entre l'Anti-Atlas et la Hamada. Le Dévonien y affleure en bordure du bassin de Tindouf (fig. 1) et sa stratigraphie a été étudiée en détail par Hollard (1977). On y a découvert de nombreux restes de Vertébrés, notamment ceux décrits par Lehman (1976). Les restes décrits ici proviennent presque tous d'une même concrétion calcaire éclatée en place et usée superficiellement par les vents de sable. Ce nodule découvert au sud-est d'Akka serait d'âge eifélien supérieur.

La colonne stratigraphique établie par H. Hollard en 1977 pour la région de Zemmour (proche d'Akka), montre que l'Eifélien comprend une série gréseuse à la base de laquelle font suite des calcaires gréseux terminés par des marno-calcaires à *Acrospirifer speciosus*. C'est de ces derniers niveaux calcaires que provient probablement cette concrétion. Ces restes d'Onychodontiforme seraient donc parmi les plus anciens connus, à l'exception d'un prémaxillaire d'Onychodontiforme indéterminé de l'Emsien d'Australie (Ørvig, 1969, fig. 11). Il serait donc contemporain de *Grossius aragonensis* ainsi que de quelques os et dents isolés attribués à *Onychodus* dans l'Eifélien des États-Unis et d'Iran (Blieck *et al.*, 1980).

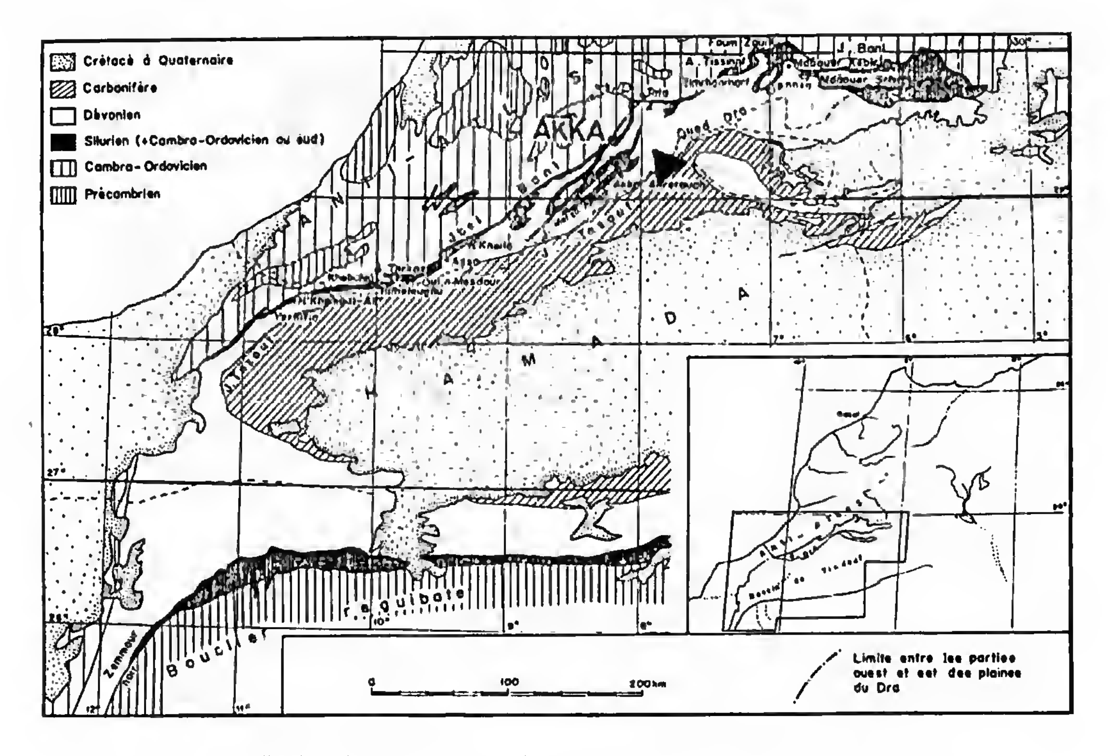


Fig. 1. — Localisation du gisement du spécimen (triangle noir) (carte d'après Hollard, 1977).

DESCRIPTION DU MATÉRIEL

Le matériel décrit ici consiste en fragments d'os dermiques, dents, écailles et éléments de l'endosquelette, conservés à la surface de plusieurs morceaux d'une grosse concrétion fortement altérée. De ce fait, beaucoup d'os dermiques qui, à l'origine, devaient être complets, ne sont plus conservés qu'à l'état d'empreintes ou de traces de leur surface externe. Néanmoins, quelques-uns de ces os dermiques (notamment ceux du museau et du toit crânien) semblent avoir conservé leur contact d'origine et c'est pour cette raison que nous avons tenté ici quelques essais de reconstitution de certaines parties du crâne. Dans la plupart des cas, les limites naturelles des os dermiques sont très usées et difficiles à reconstituer. Le principal fil conducteur utilisé dans la reconstitution est le trajet des canaux sensoriels du système latéral ainsi que la position des pit-lines.

Le matériel a été préparé par attaque du sédiment calcaire à l'acide formique (dilué à environ 10 %) avec adjonction de phosphate tricalcique. Les os les plus fins, ou dont seules la couche superficielle voire l'empreinte étaient conservées, ont été préparés par transfert.

Ce matériel est d'emblée reconnaissable comme appartenant à un Onychodontiforme en raison de l'ornementation très particulière des os dermiques et des écailles (petits tubercules en « sabot de cheval » et dents coniques à dentine non plissée et couverte d'émail).

Malgré son état très fragmentaire, ce matériel présente un intérêt du fait de la rareté du matériel crânien des grands Onychodontiformes. Il est généralement limité à quelques fragments de dentaire ou de maxillaire et quelques dents parasymphysaires isolées, ainsi que de rares os isolés du toit crânien (Newberry, 1889 ; Jessen, 1966). Le seul crâne connu de grand Onychodontiforme est celui de *Grossius aragonensis* (Schultze, 1973).

1. Les os dermiques du toit crânien

La nomenclature utilisée ici est celle de Andrews (1973). Plusieurs os dermiques du toit crânien ont pu être identifiés dans ce matériel, mais seuls deux ou trois d'entre eux ont conservé des relations voisines de leur position naturelle. Deux fragments de concrétion (fig. 2 A, B) portent des os dermiques qui semblent appartenir à un même fragment du toit crânien. En dépit de l'usure superficielle de ces os, les canaux sensoriels sont encore visibles, et permettent ainsi un essai de reconstitution de l'ensemble.

Sur le bloc 1, on observe un os dermique allongé, parcouru par un long canal sensoriel sinueux et portant une petite pit-line en forme de « V » (T : fig. 2 B1, B2). Juste à côté se trouve un autre os dermique très usé et portant un canal sensoriel triradié (Exl : fig. 2 B1, B2). Ces deux os sont ici interprétés comme étant respectivement le temporal gauche et l'extrascapulaire latéral gauche. Médialement par rapport à ce temporal se trouve une vague empreinte qui pourrait être celle du postpariétal. Sur le bloc 2, qui présentait exactement le même type d'érosion superficielle et la même couleur d'altération que le bloc 1, se trouvent deux os dermiques séparés par une suture bien marquée et sinueuse, ainsi que l'empreinte d'un troisième os dermique (fig. 2 A). L'un de ces trois os présente un sillon sensoriel triradié, mais les angles que forment entre elles ses branches sont différents de ceux qui sont observés sur

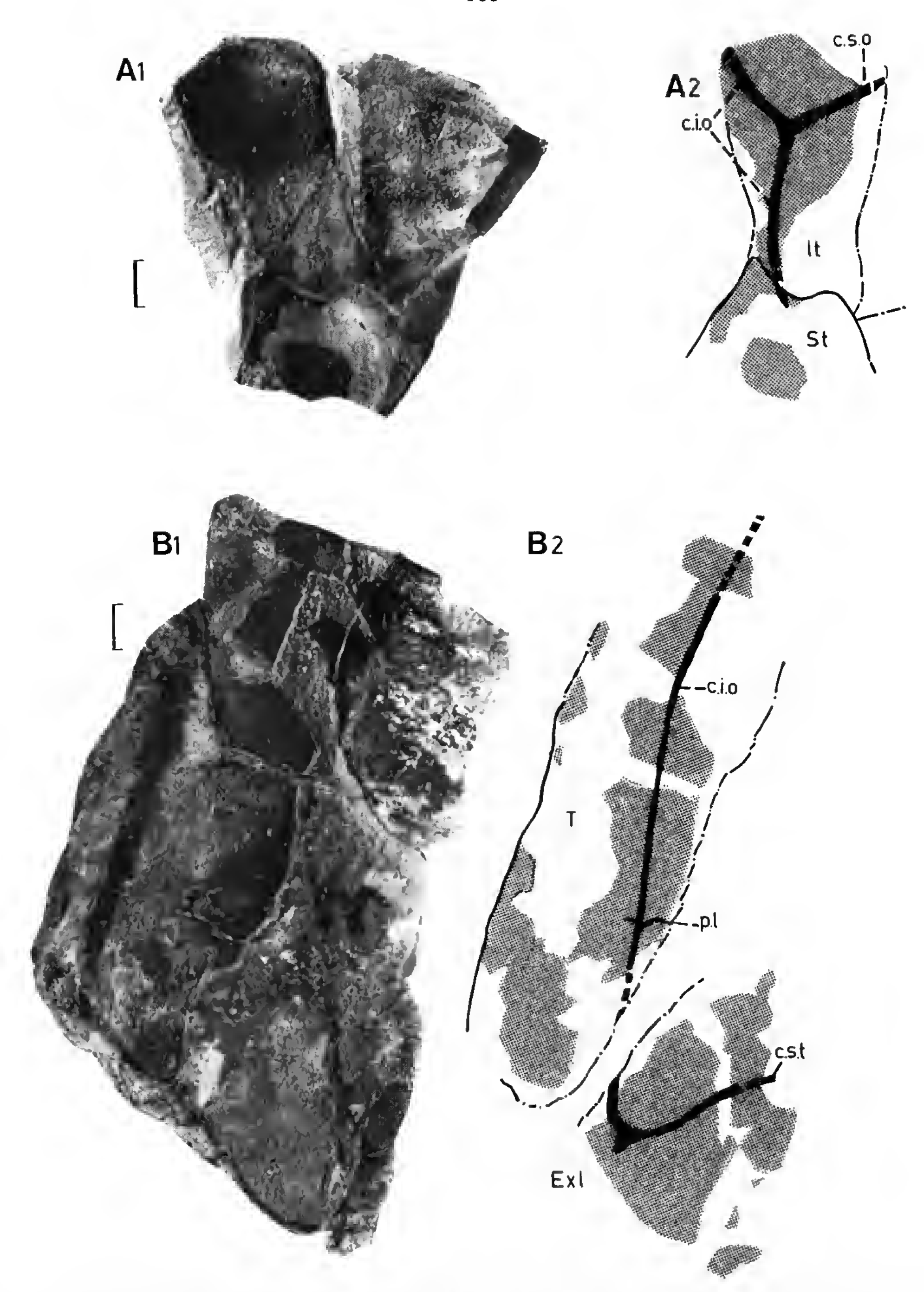


FIG. 2. — Onychodontiforme gen. et sp. indet., Dévonien moyen, Akka, Maroc. Fragments 2 (A) et 1 (B) d'une même concrétion portant des os du toit crânien. Spécimens MNHNP : MCD 130 et 131 préparés par transfert (A1, B1) et schéma interprétatif (A2, B2). Os conservé, en grisé ; trajet des canaux de la ligne latérale, en noir ; limites naturelles de l'os, en trait continu. Échelle = 10 mm. Abréviations, voir légende fig. 3.

l'extrascapulaire latéral mentionné plus haut. J'ai interprété ces os du bloc 2 comme étant respectivement le supratemporal (St : fig. 2 A2) et l'intertemporal (It : fig. 2 A2) ainsi que l'empreinte du pariétal. La suture sinueuse entre supratemporal et dermosphénotique correspond à l'emplacement de l'articulation intercrânienne qui, selon ANDREWS (1973), aurait été fixe chez le genre *Strunius*. En supposant que le bloc 2 se trouvait être dans la continuité du bloc 1 (aucune surface de contact n'a pu être retrouvée), on peut tenter une reconstitution de cette partie du toit crânien (fig. 3). Dans ce cas, la disposition aurait été assez différente de celle du toit crânien d'*Onychodus* (ANDREWS, 1973, fig. 2 F, seule figuration connue de la partie postérieure du toit crânien de ce genre). En effet, chez cet *Onychodus* du Dévonien supérieur d'Australie, on note un allongement considérable des postpariétaux et une migration des extrascapulaires latéraux vers l'avant, ceux-ci se trouvant alors en position latérale par rapport aux postpariétaux. Dans notre reconstitution, les extrascapulaires latéraux sont au contraire

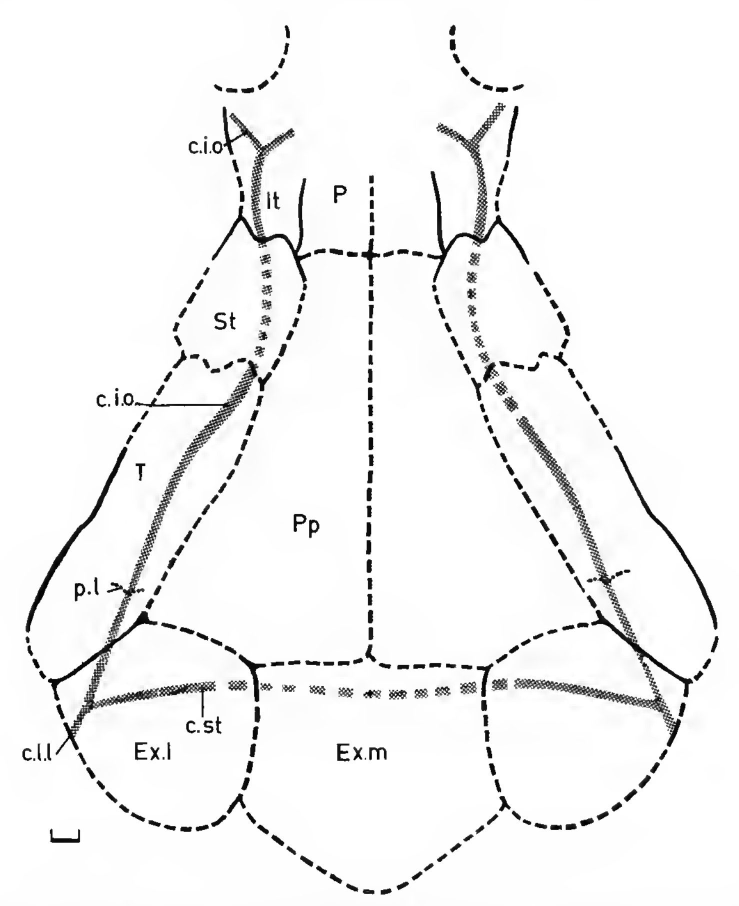


FIG. 3. — Onychodontiforme gen. et sp. indet., Dévonien moyen, Akka, Maroc. Essai de reconstitution du toit crânien. Échelle = 10 mm. c.i.o, canal infra-orbitaire ; c.l.l, canal de la ligne latérale principale ; c.s.t, canal de la commissure supra-temporale ; EX.l, extrascapulaire latéral ; Ex.m, extrascapulaire médian ; It, intertemporal ; P, pariétal ; p.l, pit-line ; Ppa, postpariétal ; St, supratemporal ; T, tabulaire.

situés juste en arrière des postpariétaux et la commissure supratemporale (s.st : fig. 2, 3) est légèrement convexe vers l'avant comme, par exemple, chez l'Ostéolépiforme *Eusthenopteron*.

Si l'on donne à la commissure supratemporale une orientation à peu près transversale ou très légèrement convexe vers l'avant, comme chez la plupart des Osteichthyens, on est amené à donner au temporal une orientation très oblique (fig. 3), plus comparable à celle qui a été décrite chez *Strunius* (Jessen, 1966, fig. 6 A) qu'à celle d'*Onychodus* (Andrews, 1973, fig. 2 F). Ainsi, comme chez *Strunius*, la portion otique de la ligne latérale serait-elle fortement sinueuse et les postpariétaux très larges postérieurement. La partie postérieure du supratemporal n'est pas connue et la reconstitution proposée ici est fondée sur une estimation d'après les proportions de cet os chez *Onychodus* (Andrews, 1973, fig. 2 F).

Sur le bloc 3, se trouve un fragment d'os dermique portant un canal sensoriel sinueux. L'ornementation d'une partie de cet os passe progressivement d'un aspect finement tuberculé à une ornementation de rides sinueuses portant des tubercules pointus et orientés dans la même direction. Ce dernier type d'ornementation se rencontre sur les os bordés par une muqueuse ou recouverts par un autre os dermique mobile (opercule, sous-opercule, etc.). Étant donnée la présence d'un canal sensoriel, cet os pourrait être soit un supratemporal (dans ce cas l'ornementation ridulée marquerait le bord de l'ouverture spiraculaire), soit un os de la ceinture pectorale dermique porteur de canal sensoriel (post-temporal ou supracleithrum) en partie couvert par la série operculaire. L'état de cet os est trop fragmentaire pour permettre de décider entre ces deux interprétations. Le bloc 4 porte également un petit fragment de l'extrascapulaire latéral gauche (Ex.l : fig. 5 A1, A2) ainsi qu'une grande partie de la squamation du tronc. Un petit os dermique situé près de cet extrascapulaire latéral, présente une très forte courbure et son versant ventral montre également une ornementation de tubercules pointus et orientés. Je pense qu'il s'agit aussi soit d'un post-temporal, soit d'un supracleithrum portant la surface de recouvrement pour l'opercule (s.r.Op : fig. 5 A1).

2. Les os dermiques de la joue

Un opercule isolé, figuré par Lehman (1976, pl. 2 ; fig. 5 A1, A2) et attribué à *Onychodus* a été préparé chimiquement. Les Onychodontiformes sont connus pour avoir un très petit opercule (Jessen, 1966). Cet opercule présente l'ornementation caractéristique des Onychodontiformes et, compte-tenu de la dimension des tubercules et de l'épaisseur de l'os, il s'agit effectivement d'un opercule proportionnellement petit. Par sa forme générale, il rappelle assez l'opercule de *Grossius* (Schultze, 1973, fig. 7 ; fig. 3 B), ainsi que celui des Porolépiformes (Jarvik, 1980, fig. 186). Il n'est cependant pas exclu qu'il s'agisse d'un os de la série sous-operculaire. Il présente deux surfaces de recouvrement qui, s'il s'agit d'un opercule, seraient respectivement celles pour le squamosal et pour le sous-opercule (s.r.Sq, s.r.Sop : fig. 4 A1). Sa face interne présente d'importants reliefs (crêtes et dépressions ; fig. 4 A2) qui sont peut-être des surfaces pour l'insertion de muscles ou de contact avec l'hyomandibulaire.

Plusieurs grands os dermiques portent des dents coniques relativement grandes. Ces os sont donc des fragments soit du dentaire, soit du maxillaire, le prémaxillaire étant très petit chez les Onychodontiformes et présentant un aspect sigmoïde très caractéristique. Un grand fragment figuré par Lehman (1976, pl. 2 D) a été préparé chimiquement (fig. 5 B). Ce spécimen a été interprété à l'origine comme étant un fragment de dentaire en raison de la position relative du centre de radiation de l'os par rapport aux dents. Cependant, une comparaison



Fig. 4. — Onychodontiforme gen. et sp. indet., Dévonien moyen, Akka, Maroc. A, opercule gauche isolé, vues externe (A1) et interne (A2), spécimen MNHNP : MCD 132 (figuré *in* Lehman, 1976, pl. 2). B, os dermique indéterminé, vues externe (B1) et interne (B2), spécimen MNHNP : MCD 133. Échelle = 10 mm. s.r.Sq, surface de recouvrement pour le squamosal ; s.r.Sop, surface de recouvrement pour le sous-opercule ; St, supratemporal.

avec la section du dentaire et du maxillaire de *Grossius* (Schultze, 1973, fig. 7) suggère plutôt qu'il s'agit de la partie postérieure d'un maxillaire. On retrouve en effet la même courbure et la même crête interne proéminente. En outre, la hauteur de cet os est peu compatible avec un dentaire. Chez *Onychodus*, la partie postérieure du dentaire présente une nette courbure vers le bas (ce caractère a été parfois rapproché de la courbure du maxillaire des Actinoptérygiens primitifs), mais chez *Grossius*, comme sur le spécimen du Maroc, cette courbure n'existe pas et le maxillaire apparaît presque rectiligne.

Un fragment, associé au toit crânien décrit plus haut, porte des dents coniques typiques d'un Onychodontiforme (fig. 5 C). Il est très difficile de dire s'il s'agit d'un dentaire ou d'un maxillaire, en dépit de la présence d'un canal sensoriel (présent, chez les Onychodontiformes, aussi bien sur le maxillaire que le dentaire). D'après la forme de sa section, il s'agirait peut-être d'un fragment de dentaire. On y distingue deux types de dents : 1) les dents principales, grandes et verticales, correspondant aux dents portées par le bord interne du dentaire chez les autres Sarcoptérygiens et les Actinoptérygiens primitifs ; 2) les dents labiales, petites, orientées latéralement et qui passent progressivement à l'ornementation de la surface de l'os. Ce type de denture évoque plus celui des Actinoptérygiens primitifs (Gardiner, 1984, fig. 94 à 96) que celui des Porolépiformes ou Ostéolépiformes.

3. Les os dermiques du museau

Le bloc 7 renfermait de nombreux os dermiques et fragments d'arcs branchiaux. Ces os dermiques appartiennent tous à la partie antérieure du crâne et ont été entièrement dégagés. J'ai tenté ici une reconstitution de leur disposition originelle (fig. 6 A1, A2). Ils semblent avoir couvert le bord antérieur de l'orbite gauche et la région nasale gauche. Deux d'entre eux portent une encoche correspondant aux deux moitiés de la fenêtre exonarinale. Ces os seraient donc respectivement le lacrymal (La : fig. 6 A2, 7) et peut-être à un tectal postérieur (? Te.p : fig. 6 A2).

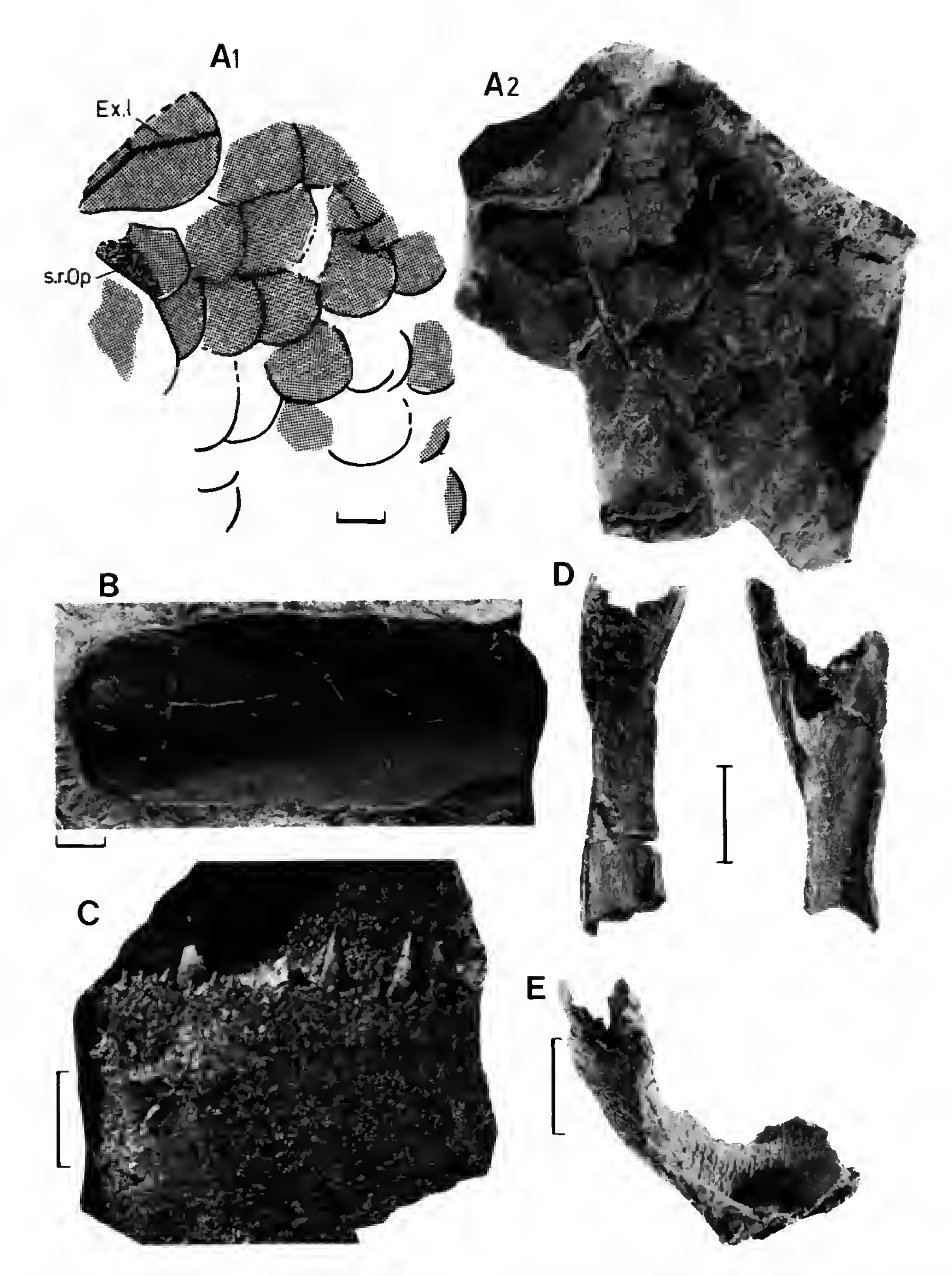


FIG. 5. — Onychodontiforme gen. et sp. indet., Dévonien moyen, Akka, Maroc. A, portion de la squamation du tronc, de la ceinture scapulaire et du toit crânien ; interprétation (A1) et spécimen (A2) dégagé par transfert, MNHNP : MCD 137. B, partie postérieure du maxillaire gauche figuré par LEHMAN (1976, pl. 2 D), face latérale préparée par transfert, MNHNP : MCD 138. C, fragment attribué à un dentaire, vue latérale, MNHNP : MCD 139. D, deux éléments d'arc branchial (cératobranchial ou cératohyal ?), montrant la gouttière postérieure pour les vaisseaux branchiaux, MNHNP : MCD 140 et 141. E, fragment indéterminé de neurocrâne, MNHNP : MCD 142. Échelle = 10 mm. Ex.l, extrascapulaire latéral ; s.r.Op, surface de recouvrement de l'opercule.

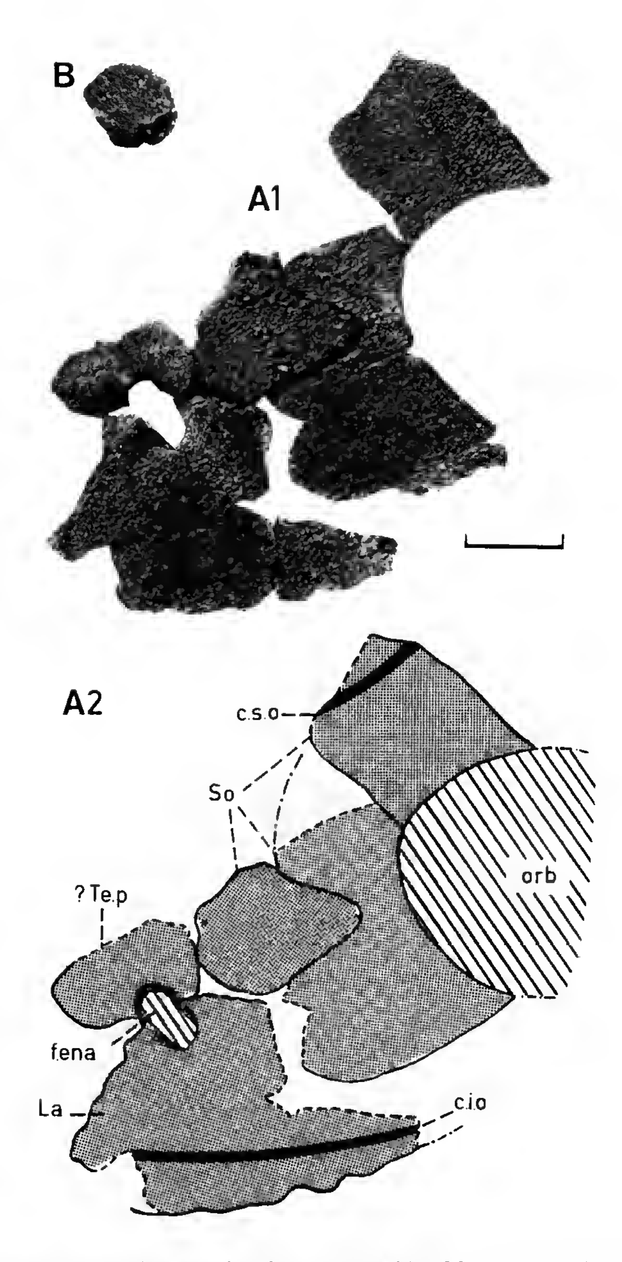


Fig. 6. — Onychodontiforme gen. et sp. indet., Dévonien moyen, Akka, Maroc. A, os dermiques du côté gauche du museau, montrant la narine présumée antérieure et une partie de l'orbite : reconstitution du spécimen (A1) et interprétation (A2) (os dermiques, en grisé ; canaux du système latéral, en noir ; orbite et narine, en hachuré), MNHNP : MCD 143. B, os dermique isolé de la mosaïque du museau, vue externe, MNHNP : MCD 144. Échelle = 10 mm. c.i.o, canal infra-orbitaire ; c.s.o, canal supra-orbitaire ; f.e.na, fenêtre exonarinale antérieure ; La, lacrymal ; orb, orbite ; S.o, série sous-orbitaire ; ? Te.p, ? tectal postérieur.

Les autres os entourant l'orbite correspondent probablement à la série des sus-orbitaires (So : fig. 6 A2) ; d'autres devaient appartenir à une mosaïque de petits os dermiques rostraux tels qu'on en recontre chez *Eusthenopteron* ou certains Porolépiformes. Ces petits os de la mosaïque rostrale ont été trouvés isolés dans le bloc (fig. 6 B) et leur position précise ne peut être déterminée. Le bord de la fenêtre exonarinale présente une fine lame osseuse dirigée vers l'intérieur et légèrement vers le bas, rappelant un peu le processus dermointermedius des Ostéolépiformes (JARVIK, 1966, fig. 13). Cette narine, qui est probablement la narine antérieure (ANDREWS, 1973, signale deux narines externes chez *Onychodus*), a une forme elliptique dont le

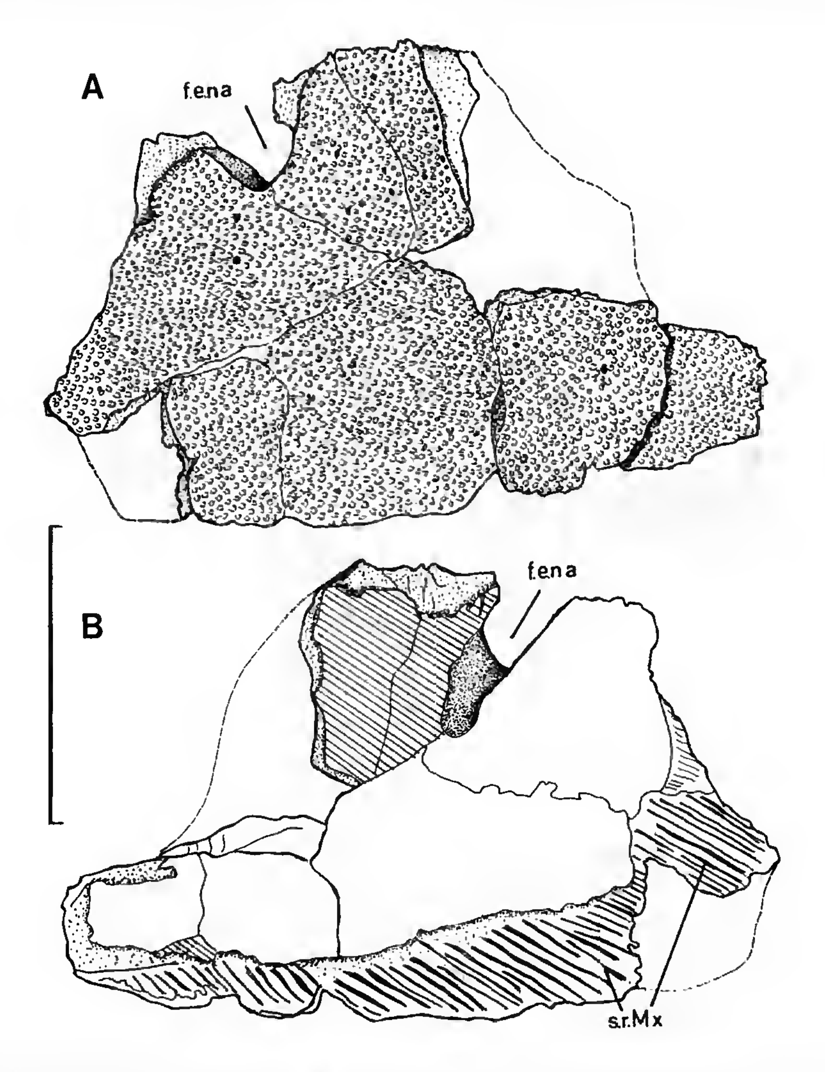


FIG. 7. — Onychodontiforme gen. et sp. indet., Dévonien moyen, Akka, Maroc. Lacrymal gauche préparé à l'acide formique, vues latérale (A) et médiale (B), MNHNP : MCD 143. Échelle = 10 mm. f.e.na, fenêtre exonarinale antérieure ; s.r.Mx, surface de recouvrement pour le maxillaire.

grand axe est dirigé antéro-dorsalement (f.ena : fig. 6 A). C'est là une disposition bien différente de celle de l'unique narine externe des Ostéolépiformes. Une comparaison avec *Grossius* montre chez ce dernier l'existence d'une grande fenêtre exonarinale ayant la même orientation (SCHULTZE, 1973, fig. 3 B) mais plus rapprochée de l'orbite.

Le lacrymal est traversé par le canal sensoriel infraorbitaire (c.i.o. : fig. 6 A2) et l'un des os supraorbitaires est traversé par une petite portion du canal supraorbitaire (c.s.o : fig. 6 A2).

Les blocs 8 et 9 renfermaient de grands os dermiques fragmentaires indéterminés. Dans le bloc 8, un os allongé présentant deux surfaces de recouvrement pourrait appartenir à la série branchiostège. Dans le même bloc, un os à suture fortement indentée pourrait appartenir à la série infradentaire de la mandibule. Cette série, comprenant généralement un ou deux grands infradentaires chez les Onychodontiformes les mieux connus, reste constituée de petits os séparés chez *Quebecius* (SCHULTZE, 1973, fig. 4).

4. Les os dermiques du palais

Dans plusieurs blocs ont été mis en évidence quelques os dermiques portant une ornementation très particulière de tubercules en forme de crochets hérissés de petites dents et qui, en certain point de l'os, passent à des tubercules simples. Ces os appartiennent sans doute à la couverture dermique du palais (entoptérygoïde, dermopalatin, etc.). Ces tubercules en crochet avaient probablement pour rôle de retenir les proies (fig. 8 A). Notons toutefois que de tels tubercules crochus se rencontrent parfois sur la partie du cleithrum recouverte par l'opercule chez divers Osteichthyens. Ils ont alors pour rôle d'empêcher le reflux de particules étrangères vers la cavité branchiale. Chez cet Onychodontiforme, ils évoquent en effet de manière frappante ceux qui sont portés par le flagellum longeant la ceinture pectorale chez l'Actinoptérygien actuel *Amia* (JARVIK, 1980, fig. 44).

Dans les mêmes blocs ont été également isolés de petites dents branchiales, insérées obliquement sur une base osseuse légèrement concave (fig. 8 B).

5. Plaque sclérotique

Une petite plaque isolée, appartenant probablement à l'anneau sclérotique, présente une assez forte courbure. Les plaques de l'anneau sclérotique ne sont connues, chez les Onychodontiformes, que chez *Strunius* (JESSEN, 1966) où elles sont relativement grandes et nombreuses.

6. Les éléments de l'endosquelette

Plusieurs blocs contenaient des éléments appartenant à l'endosquelette. Dans le bloc 7, a été trouvé un fragment probable du neurocrâne (fig. 5 E) dont malheureusement la position précise ne peut être déterminée. Il pourrait s'agir d'une partie du museau bordant les deux profondes fosses qui logent les dents parasymphysaires (SCHULTZE, 1973, fig. 6 C). Des éléments de l'appareil branchial sont plus facilement reconnaissables, notamment deux cératohyaux ou cératobranchiaux présentant une profonde gouttière pour les vaisseaux sanguins branchiaux (fig. 5 D).

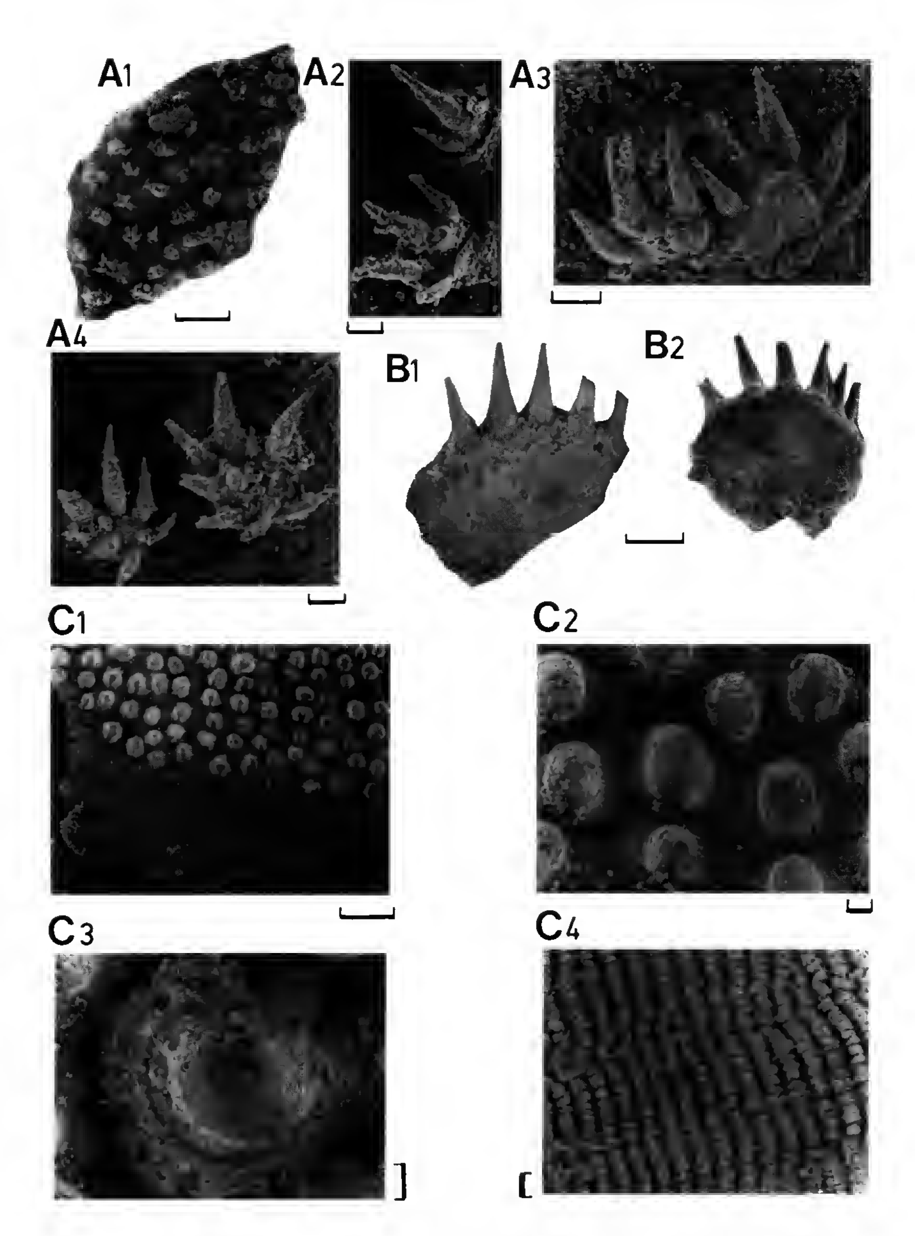


FIG. 8. — Onychodontiforme, Dévonien moyen, Akka, Maroc. Fragments d'écailles et denticules dermiques provenant de la concrétion qui contenait les spécimens précédents. Photographies réalisées au microscope électronique à balayage. A, fragment d'un os dermique du palais (A1), et détail des denticules dermiques qu'il porte (A2-4). B, petites plaques portant des dents branchiales, vues externe (1) et basale (2). C, ornementation externe d'une écaille : vue d'ensemble (C1), détail des tubercules en sabot de cheval (C2), tubercule à base osseuse en cours de formation (C3) et surface de la partie antérieure, recouverte par l'écaille précédente (C4). Échelle = 1/10 mm, et 1 mm pour A1 et C1.

À ces éléments branchiaux sont toujours associées de très nombreuses petites plaques triangulaires et courbes portant un peigne dentaire. Il s'agit de denticules branchiaux (fig. 8 B) couvrant la face interne de l'appareil branchial. Ces denticules fusionnent rarement et ont presque tous le même aspect. Aucun n'a été trouvé fusionné à un arc branchial.

7. **Les écailles**

Elles sont visibles sur plusieurs fragments du même nodule où elles ont conservé leur disposition originelle (fig. 5 A). Elles sont relativement grandes, de type cycloïde et d'un diamètre de un à deux centimètres. Leur partie antérieure est couverte de tubercules en sabot de cheval, c'est-à-dire avec une dépression elliptique centrale et dont la pointe est dirigée vers l'arrière (fig. 8 C1, 2). Ce type d'ornementation se retrouve cependant sur les écailles de quelques Porolépiformes, notamment *Glyptolepis* et *Holoptychius* (JARVIK, 1980, fig. 178) ainsi que *Heimenia* (ØRVIG, 1969). SCHULTZE (1973, pl. 33 : 2) figure le même type d'ornementation sur un fragment d'écaille de *Grossius*. Quelques séries de lépidotriches ont également été isolées dans plusieurs blocs. Ils sont massifs, perforés de quelques foramens nourriciers et présentent une fente médiane correspondant à la limite entre deux séries de lépidotriches originelles. Sur l'une de leurs faces, ils portent de nombreuses petites plaquettes brillantes qui semblent plus ou moins indépendantes et qui pourraient être de petites écailles d'une seconde génération, comme il en existe sur les nageoires d'*Eusthenopteron* et des Rhizodontides (ANDREWS, 1985, fig. 4).

COMPARAISON ET DISCUSSION

Les Onychodontiformes les mieux connus sont actuellement *Grossius aragonensis* du Dévonien moyen d'Espagne et *Strunius walteri* du Dévonien supérieur d'Allemagne (JESSEN, 1966 ; SCHULTZE, 1973). *Quebecius williamsi*, du Dévonien supérieur du Québec, a été interprété comme étant un Onychodontiforme en raison de la présence probable de grandes dents parasymphysaires (SCHULTZE, 1973). SCHULTZE (1986) le considère comme le plus primitif des Onychodontiformes. Néanmoins, cette attribution reste problématique d'une part parce que cette espèce présente un canal sensoriel otique passant sur le postpariétal ainsi qu'une série infradentaire constituée de plusieurs éléments et, d'autre part, parce que les dents parasymphysaires existent dans d'autres groupes que les Onychodontiformes, notamment les Porolépiformes (JARVIK, 1972).

L'ornementation des os dermiques du spécimen marocain est identique à celle des divers os dermiques isolés d'*Onychodus* décrits dans le Dévonien moyen et supérieur d'Amérique du Nord et d'Europe depuis le XIXe siècle. Elle ressemble aussi beaucoup à celle de *Grossius* (SCHULTZE, 1973). En revanche, l'ornementation de *Strunius* est très différente : la surface des os dermiques est spongieuse et il n'y a aucun tubercule (GROSS, 1956 ; JESSEN, 1966). Le type d'ornementation d'*Onychodus*, de *Grossius* et du spécimen marocain, qui consiste en tubercules costulés ou présentant une dépression centrale, pourrait être un caractère primitif pour l'ensemble des Sarcoptérygiens puisqu'on le retrouve chez certains Porolépiformes (*Glyptolepis*), à moins qu'il ne s'agisse là d'une convergence.

En ce qui concerne la morphologie générale du crâne, *Onychodus* et *Grossius* diffèrent de tous les autres Sarcoptérygiens connus par l'allongement considérable de la région otico-occipitale et notamment des postpariétaux. Cet allongement se retrouve très nettement sur le spécimen marocain, comme on peut en juger par l'étirement antéro-postérieur du temporal. Néanmoins, si la reconstitution proposée ici est correcte, compte-tenu de l'orientation de la commissure supratemporale, ce spécimen devait encore posséder des postpariétaux relativement larges vers l'arrière comme chez *Strunius*. Les autres os dermiques du crâne sont, dans l'ensemble assez en accord avec les os isolés rapportés à *Onychodus* ou avec ceux décrits sur *Grossius*. C'est notamment le cas de l'opercule qui est petit, ou du maxillaire, dont la partie postérieure et assez élevée et se prolonge loin vers l'arrière. L'orbite devait être relativement grande, mais cependant moins grande que chez *Strunius* ; quant à la fenêtre exonarinale antérieure, elle ressemble assez à celle qui est décrite chez *Grossius*. Les dents sont d'un type assez général pour les Onychodontiformes : elles sont petites, nombreuses, coniques, à structure simple et couvertes d'émail finement strié.

En conclusion, on peut considérer que le spécimen du Maroc, par son maxillaire assez rectiligne, évoque plus *Grossius* que les espèces d'*Onychodus* les plus connues ; *O. sigmoïdes* et *O. obliquidentatus* (Newberry, 1889 ; Jessen, 1966). Le fragment présumé de dentaire décrit dans le bloc 6 ne montre pas la trace des dents supérieures, contrairement à ce que l'on observe sur le dentaire d'*Onychodus firouzi* (Janvier et Martin, 1979, fig. 2 A) du Dévonien supérieur d'Iran. Ce spécimen marocain pourrait donc représenter un taxon nouveau, peut-être proche de *Grossius*, à moins que les ressemblances avec ce genre ne soient des caractères plésiomorphes pour l'ensemble des Onychodontiformes.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Andrews, S. M., 1973. — Interrelationships of crossopterygians. *In* : P. H. Greenwood *et al* (eds.)., Interrelationships of fishes. Academic Press, London, 137-177.

— 1985. — Rhizodont crossopterygian fish from the Dinantian of Foulden, Berwickshire, Scotland, with a re-evaluation of this group. *Trans. R. Soc. Edinb.*, **76** : 67-95.

Blieck, A., F. Golshani, D. Goujet, A. Hamdi, P. Janvier, E. Mark-Kurik et M. Martin, 1980. — A new vertebrate locality in the Eifelian of Khush-Yeilagh formation, Eastern Alborz, Iran. *Palaeovertebrata*, 9-V : 133-154.

Gardiner, B. G., 1984. — Devonian Palaeoniscid Fishes. University of California Press, Berkeley, 428 p.

Gross, W., 1956. — Über Crossopterygier und Dipnoer aus dem baltischen Oberdevon mit einer vergleichenden Untersuchung des Poren-Kanal Systems paläozoischer Agnathem und Fische. *K. svenska VetenskAkad. Handl.*, Ser. 4, **5** (6) : 1-140.

Hollard, H., 1977. — Le Dévonien du Maroc et du Sahara Nord-Occidental. *In* : D. H. Oswald (ed.), International symposium on the Devonian system. Calgary. **1** : 203-244.

Janvier, P., et M. Martin, 1979. — Les vertébrés dévoniens de l'Iran central. II — Coelacanthiformes, Struniiformes, Ostéolépiformes. *Geobios*, (4) : 497-511.

Jarvik, E., 1966. — Remarks on the structure of the snout in *Megalichthys* and certain other rhipidistid crossopterygians. *Ark. Zool.*, **19** : 41-98.

— 1972. — Middle and Upper Devonian Porolepiformes from East Greenland with special reference to *Glyptolepis Groenlandica* n. sp. *Meddr. Grønland*, **187** : 1-295.

— 1980. — Basic Structure and Evolution of Vertebrates. Volume 1. Academic Press, London, 575 p.

JESSEN, H., 1966. — Die Crossopterygier des Oberen Plattenkalkes (Devon) der Bergisch — Gladbach — Paffrather Mulde (Rheinisches Schiefergebirge) under Berücksichtigung von amerikanischem und europäischem *Onychodus* — Material. *Ark. Zool.*, **18** (14) : 305-389.

LEHMAN, J. P., 1976. — Nouveaux poissons fossiles du Dévonien du Maroc. *Annls Paléont.* (Vert.), **62** (1) : 1-34.

NEWBERRY, J. S., 1889. — The Paleozoic fishes of North America. *Monogr. U. S. geol. Surv.*, **16** : 1-340.

ØRVIG, T., 1969. — Vertebrates from the Wood Bay Group and the position of the Emsian-Eifelian boundary in the Devonian of Vestspitsbergen. *Lethaia*, **2** : 273-328.

ROSEN, E., 1981. — Lungfishes, tetrapods, paleontology, and plesiomorphy. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **167** (4) : 163-275.

SCHULTZE, H. P., 1973. — Crossopterygier mit heterozerker Schwanzflosse aus dem Oberdevon Kanadas, nebst einer Beschreibung von Onychodontidaresten aus dem Mitteldevon Spaniens und aus dem Karbon der U.S.A. *Paleontographica*, **143** (A) : 188-208.

— 1986. — Dipnoans as Sarcopterygians. *J. Morphol.*, suppl. 1 : 39-74.

WOODWARDS, A. S., 1891. — Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History). **2**. Br. Mus. nat. Hist., Taylor and Francis, London.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., **10**, 1988,
section C, n° 2 : 197-207.

Les Suidae (Artiodactyla, Mammalia) du Miocène inférieur des Beilleaux à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire)

par Léonard GINSBURG, Jacques HUIN et Jean-Pierre LOCHER

Résumé. — Les sables continentaux d'âge miocène inférieur des Beilleaux à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire) ont livré deux formes de Suidés : *Aureliachoerus aurelianensis* et *Xenohyus venitor*. Le gisement, qui contient aussi *Brachyodus intermedius, Lagomeryx praestans* et *Andegameryx andegaviensis*, formes inconnues comme *Xenohyus* dans les gisements plus récents de Chilleurs-aux-Bois et Neuville-aux-Bois, appartient à la partie inférieure de la zone MN3 de l'échelle biostratigraphique continentale européenne.

Abstract. — The suid fauna of the continental sands of Les Beilleaux at Savigné-sur-Lathan in the Loire Basin contains *Aureliachoerus aurelianensis* and *Xenohyus venitor*. *Aureliachoerus aurelianensis* is a common species of all the sands of Orléanais. Whereas *Xenohyus* is unknown there in. The site of Les Beilleaux also contains *Brachyodus intermedius*, *Lagomeryx praestans* and *Andegameryx andegaviensis* which are unknown in the more recent levels of Orléanais suggesting an age corresponding to the lower part of MN3 in the continental biostratigraphical chart of the European Miocene.

L. GINSBURG, *Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, UA 12 du CNRS, 8, rue Buffon, F-75005 Paris.*
J. HUIN, *23, rue du Pas Notre-Dame, F-37100 Tours.*
J.-P. LOCHER, *1, rue G. Planté, F-37100 Tours.*

Le gisement des Beilleaux, découvert par COLLIER et HUIN (1979) a fait l'objet de diverses études particulières, portant sur les Anthracothériidés (CABARD *et al.*, 1980), les Carnivores, les Rhinocérotidés et les Artiodactyles sélénodontes (GINSBURG, HUIN & LOCHER, 1981, 1982, 1985). Nous étudions ici les Suidés, ce qui clôt l'étude des Macromammifères de ce gisement.

Ordre ARTIODACTYLA Owen, 1848

Sous-ordre SUIFORMES Jaeckel, 1911

Famille SUIDAE Gray, 1821

Genre **AURELIACHOERUS** Ginsburg, 1973

Aureliachoerus aurelianensis (Stehlin, 1900)
(Pl. I, 1-3)

Une trentaine de dents isolées, plus une portion de maxillaire portant des dents et une hémimandibule plus complète représentent ce petit Suidé si commun dans les sables de l'Orléanais et les faluns de la Touraine.

DESCRIPTION

La canine supérieure est une dent forte, uniradiculée, épaisse et basse, en forme de bec vers l'avant. La face labiale est simple et fortement bombée, la face linguale concave, avec une crête médiane et un fort cingulum basal.

La P^4 est plus large que longue. Elle porte trois tubercules bien individualisés : paracône, métacône et hypocône et un fort cingulum postérieur.

Les molaires supérieures comportent quatre tubercules principaux, disposés de façon rectangulaire, et un nombre important de petits tubercules accessoires. Ces dents sont plus verticales du côté labial et plus inclinées du côté lingual.

La I_2 est allongée et aplatie en spatule à son extrémité. Elle est fortement dissymétrique. La face labiale est simple et bombée, la face linguale porte deux carènes latérales et une crête

TABLEAU I. — Mesures des dents d'*Aureliachoerus aurelianensis.*

	LONGUEUR				LARGEUR			
	n	min.	moy.	max.	n	min.	moy.	max
I^1	2	14,0	14,25	14,5	2	7,2	7,2	7,2
P^4	1		8,6		1		10,4	
M^1	2	10,8	11,0	11,2	2	10,7	10,85	11,0
M^2	7	12,0	13,21	13,8	7	11,5	12,45	14,0
M^3	4	14,3	15,97	17,2	4	11,0	12,30	13,6
I_2	1		6,5		1		9,7	
P_4	2	10,7	10,8	10,9	2	7,1	7,3	7,5
M_1	2	9,0	9,95	10,9	2	8,3	8,5	8,7
M_2	4	12,0	12,67	14,2	4	9,5	9,85	10,2
M_3	6	17,1	18,21	19,0	6	9,4	10,10	10,7

médiale. La P_4 est allongée, à protoconide dominant, flanqué d'un métaconide important et suivi d'un talonide occupé centralement par l'hypoconide. Les molaires inférieures sont formées de quatre tubercules arrondis et de petits conules accessoires. M_3 porte en plus un fort talonide.

Rapports et différences

Toutes ces dents ne diffèrent morphologiquement pas de celles des autres gisements du bassin de la Loire (faluns et sables de l'Orléanais).

La taille est en général supérieure au matériel d'Artenay (du moins I^1, P^4, I_2 et les molaires supérieures), mais la mandibule conservée entre dans les limites de variation du matériel d'Artenay.

Genre **XENOHYUS** Ginsburg, 1980

Xenohyus venitor Ginsburg, 1980
(Pl. I, 4-17 ; pl. II)

Le type de l'espèce provient de l'Agénien supérieur (MN2b) de Laugnac (Lot-et-Garonne). On l'a retrouvé dans les sables continentaux inférieurs aux faluns de La Brosse et dans les faluns d'Anjou. Comme on ne l'a jamais retrouvé dans les niveaux intermédiaires entre La Brosse et les faluns (c'est-à-dire les niveaux des sables de l'Orléanais, de Chilleurs à Baigneaux), on a considéré sa présence dans les faluns comme due à des remaniements. La présence, et en assez belle abondance, de *Xenohyus venitor* aux Beilleaux confirme sa présence à la base de l'Orléanien et son caractère remanié dans les faluns.

Description

Dents supérieures

I^1 est une dent très puissante, bombée fortement à sa face labiale et relativement longue. La face linguale est rectiligne avec deux fortes carènes latérales et une centrale. Le bourrelet lingual est très développé.

I^2 est plus basse et plus allongée. La face labiale est bombée, mais moins fortement que sur I^1, et sur la face linguale la carène médiale est plus effacée. Le cingulum lingual est fort et s'exagère en bouton à l'extrémité de la dent.

La dent de Pont-Boutard décrite comme I^2 (?) de *Xenohyus venitor* par L. Ginsburg (1980, pl. II, fig. 3) est bien différente et pourrait peut-être correspondre à une dent lactéale.

Nous possédons une canine supérieure. C'est un croc relativement court que nous attribuons à une femelle. La face labiale est assez fortement bombée, la face linguale un peu moins. Deux carènes aiguës limitent ces deux faces.

Les prémolaires supérieures sont au nombre de quatre comme le montre le maxillaire

BBX 408 où se trouvent quatre traces d'alvéoles régulièrement espacés en avant de P^3. Nous classons comme P^1 une petite dent allongée, biradiculée et très dissymétrique, avec une pointe principale basse et très déportée en avant, une face labiale simple et bombée surtout en avant, une face linguale plus concave et un cingulum lingual important et évasé à l'angle postéro-interne.

P^2 est basée sur le même modèle mais est plus large, plus bombée latéralement, la partie postérieure de la dent est plus courte, l'évasement postéro-lingual plus marqué et le cingulum gagne la face labiale.

P^3 est construite aussi sur le même modèle mais est encore plus épaisse et large, le cingulum est plus important, la pointe principale plus haute. La variation individuelle est forte ; à l'angle postéro-lingual un véritable tubercule peut s'individualiser, et en arrière de la pointe principale un conide semble s'individualiser soit aux dépens de la crête postérieure de la pointe principale, soit aux dépens du cingulum. Il ressort de cette observation que la pointe principale (ou unique) de P^1, P^2 et P^3 est ici, et chez les autres Suidés, un paracône.

P^4 est plus large que longue et paraît de ce fait différente des autres prémolaires supérieures. En fait, on passe de P^3 à P^4 comme on est passé de P^1 à P^2 et de P^2 à P^3. Ici, la pointe principale (paracône) est suivie d'une seconde (métacône) qui est presque aussi développée, la dent s'est encore raccourcie et élargie, avec formation d'un véritable tubercule lingual en position de protocône.

Les molaires supérieures sont bâties comme celles des autres Suidés de l'époque (*Aureliachoerus* et *Hyotherium*) mais sont plus grandes et plus robustes. Une belle dent fraîche du même type mais petite et assez allongée est ici considérée comme une D^4.

Dents inférieures

I_1 et I_2 sont des dents larges et spatulées. La face antérieure est plane et la face linguale possède comme sur les incisives supérieures une carène médiale. I_1 est symétrique, I_2 est très distordue.

I_3 est plus petite, plus basse et montre à l'arrière de la pointe principale deux carènes divergentes. La carène linguale correspond à la crête médiale de la face linguale de I_1 et I_2.

Nous avons deux exemplaires de canines longues et largement courbées qui sont attribuables facilement à des sujets mâles, tandis que la canine de la mandibule-type de Laugnac appartient bien à une femelle. Les canines mâles des Beilleaux sont exactement bâties comme celles de *Palaeochoerus* et *Aureliachoerus* avec de l'émail sur la face labiale et la partie antérieure de la face linguale. Sur cette face linguale, la partie émaillée est plane, celle qui est dépourvue d'émail légèrement bombée. La face labiale est aussi légèrement bombée.

Les deux premières prémolaires inférieures, d'après la taille des alvéoles conservés sur la pièce type et la mandibule de la Fuye figurées par L. GINSBURG (1980, pl. I fig. 5 et pl. II fig. 12) sont de même taille et toutes deux biradiculées. P_1 est plus étroite et plus allongée. La pointe principale est plus basse et la crête qui en descend vers l'arrière est ornée de minuscules tubercules. Le cingulum court le long de la face linguale et se continue sur l'avant et l'arrière de la dent. P_2 est un peu plus épaisse. La pointe principale est plus piquante ; à l'arrière un véritable cône accessoire est nettement individualisé. Le cingulum interne, comme sur P_1, va le long de la base de la face linguale, se relève en un petit tubercule à l'avant et ceinture l'arrière de la dent.

TABLEAU II. — Mesures des dents de *Xenohyus venitor*.

	Longueur				Largeur			
	n	min.	moy.	max.	n	min.	moy.	max
I^1	2	22,5	23,5	24,5	2	15	15,25	15,5
I^2	2	18,8	19,15	19,5	2	11,5	12,25	13,0
C sup	1		14,0		1		9,5	
P^1	1		13,5		1		7,8	
P^2	1		14,4		1		11,5	
P^3	4	14,5	15,77	16,6	4	12,5	13,95	14,9
P^4	7	13,2	14,03	15,3	7	13,2	17,04	19,3
M^1	10	17,7	19,03	20,5	8	18,1	19,44	21,3
M^2	12	20,4	21,04	21,8	11	21,2	22,51	23,9
M^3	10	20,1	24,21	26,3	9	19,1	20,77	22,3
I_1	1		9,3		0			
I_2	2	9,1	9,35	9,6	2	15,9	16,5	17,1
I_3	3	16,0	17,3	18,8	3	8,3	8,66	9,1
P_1	2	10,9	11,35	11,8	2	6,0	6,05	6,1
P_2	2	10,1	10,6	11,1	2	6,4	7,4	8,4
P_3	7	15,2	15,88	16,7	7	8,4	10,00	13,3
P_4	8	15,6	16,44	17,1	9	10,2	11,5	12,1
M_1	3	17,9	18,90	20,5	3	13,8	14,40	15,0
M_2	12	19,8	21,86	23,5	12	14,5	16,42	17,5
M_3	11	27,5	30,64	33,8	11	16,1	17,50	18,7
D^4	1		16,1		1		15,1	
D_3	1		13,5		2	6,7	7,3	7,9

P_3 est beaucoup plus grande que les deux premières prémolaires. Elle est haute, étroite, dominée par une pointe principale en position légèrement antérieure. La crête postérieure présente deux tubercules. Le cingulum existe à l'avant et à l'arrière. Ce dernier est plus important et ceinture bien le deuxième tubercule accessoire. La dent est légèrement évasée à l'angle postéro-lingual, occasionnant une dissymétrie de l'arrière de la dent.

P_4 est plus large et plus massive. Les deux tubercules accessoires de la crête postérieure de la P_3 sont remplacés par, ou deviennent, le métaconide et l'hypoconide. Le métaconide flanque en position postéro-linguale le protoconide. Le cingulum est très réduit, tant à l'avant qu'à l'arrière.

Les molaires inférieures ne se distinguent de celles de *Hyotherium* que par la taille.

Deux prémolaires biradiculées, étroites, simples, à pointe principale relativement basse pour leur taille, à talonide un peu dissymétrique et à émail mince, sont interprétées ici comme des dents lactéales, sans doute D_3.

Conclusions et discussion

Il n'y a finalement que deux Suidés représentés dans les sables continentaux des Beilleaux :

Aureliachoerus aurelianensis (Stehlin) ;
Xenohyus venitor Ginsburg.

Ce sont aussi les deux seuls Suidés retrouvés à La Brosse, gisement qui a déjà été considéré comme du même âge que Les Beilleaux (GINSBURG, BONNEAU *et al.*, 1982).

Aureliachoerus aurelianensis est connu à partir de l'Agénien supérieur (MN2b) où il a été signalé à Selles-sur-Cher (GINSBURG & HUGUENEY, 1980). Il est abondant dans les sables de l'Orléanais (STEHLIN, 1907 ; MAYET, 1908) et dans les sables du même âge du bassin d'Aquitaine (ROMAN & VIRET, 1934 ; COLLIER & GUEX, 1977). Le gisement le plus récent où on le trouve certainement en place est celui de Pontlevoy (STEHLIN, 1925).

Xenohyus venitor a eu une longévité plus brève. Il apparaît à Laugnac (MN2b) et ne monte que dans la partie la plus inférieure de l'Orléanien, aux Beilleaux et à La Brosse en France, à Loranca del Campo en Espagne (MORALES & SORIA, 1984). Plus haut, on ne le connaît que dans les faluns d'Anjou, où il est manifestement remanié. On ne le trouve en effet dans aucun des gisements d'âge intermédiaire entre Les Beilleaux et les faluns marins de la Loire, en particulier dans aucun gisement de l'Orléanais (Chilleurs-aux-Bois, Neuville-aux-Bois, Artenay, Baigneaux-en-Beauce, Chevilly) ou du bassin d'Aquitaine (Bonrepos-sur-Ausonelle, Pellécahus, Bézian, La Romieu). Dans le bassin de la Loire, son absence dans le niveau de Chilleurs-aux-Bois et Neuville-aux-Bois confirme la plus grande ancienneté du gisement des Beilleaux. L'absence de *Xenohyus venitor* à Chitenay, par contre, n'est pas significative car ce site, non fouillé depuis le temps de STEHLIN, n'a livré encore qu'une faune très incomplète.

Sensiblement du même âge que Les Beilleaux, le riche gisement de Wintershof-West en Allemagne n'a livré aucun Suiforme de grande taille (DEHM, 1937). La seule absence de *Xenohyus* pourrait être interprétée comme une indication d'un âge plus récent que le gisement bavarois, mais celle de *Brachyodus* doit infléchir cette interprétation. En effet, ce *Brachyodus* est présent non seulement aux Beilleaux (MN3a) mais aussi dans les gisements plus récents de Chilleurs-aux-Bois et Neuville-aux-Bois (MN3b). Cette absence surprenante doit pouvoir s'expliquer paléoécologiquement, Wintershof-West étant un gisement karstique et les sables des Beilleaux et de l'Orléanais étant fluviátiles. Le biotope trop sec de Wintershof-West ne devait sans doute pas convenir aux deux grands Suiformes de l'Orléanien inférieur. Aussi, pour établir une différence d'âge entre Les Beilleaux et Wintershof-West, nous tablerons sur le degré d'évolution des formes communes plutôt que sur les apparitions et les disparitions. Nous avons montré (1981) que, sur six espèces de Carnivores communs aux deux sites, trois (*Cynelos helbingi*, *Broiliana nobilis* et *Semigenetta elegans*) sont plus primitives aux Beilleaux, que nous considérons donc comme plus ancien. La disparition à Wintershof d'*Haplocyonoides mordax* et de *Xenohyus venitor*, en même temps que l'apparition par migration d'*Anchitherium aurelianense*, inconnu plus bas et abondant plus haut (ABUSCH-SIEWERT, 1983) confirme seulement ces résultats.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ABUSCH-SIEWERT, S., 1983. — Gebissmorphologische Untersuchungen an eurasiatischen Anchitherien (Equidae, Mammalia) unter besondere Berücksichtigung des Fundstelle Sandelzhausen. *Cour. Forschung. Senckenberg*, Frankfurt a.M., **62** : 1-401.

Cabard, P., J. Huin & J.-P. Locher, 1980. — Le *Brachyodus onoideus* (Gervais, 1869) (Mammalia, Anthracotheriidae) des Beilleaux, Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire). *Naturalist. orléan.*, Orléans, 3e sér., (32) : 11-17.

Collier, A., & H. Guex, 1977. — Un crâne d'*Aureliachoerus aurelianensis* (Mammalia, Artiodactyla) dans le Burdigalien de La Romieu (Gers). *Bull. soc. archéol. hist. scient. Gers*, Auch : 463-470.

Collier, A., & J. Huin, 1979. — Découverte d'un gisement d'âge burdigalien inférieur dans les sables sous-jacents aux faluns de la Touraine. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **289** : 249-252.

Dehm, R., 1937. — Mittelmiocän (Burdigalium) von Wintershof West. *Zentbl. Miner. hist. Geol.*, Stuttgart, Abt. 9 : 349-369.

Ginsburg, L., 1980. — *Xenohyus venitor*, Suidé nouveau (Mammalia, Artiodactyla) du Miocène inférieur de France. *Geobios*, Lyon, **13** (6) : 861-877.

Ginsburg, L., M. Bonneau, H. Bucher, E. Buge, H. Dineur, P. Janvier, P. Tassy & M. T. Vénec-Peyré, 1982. — Les faunes de Mammifères des sables continentaux miocènes inférieurs du synclinal d'Esvres au Nord de la Loire. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7e sér., **24** (2) : 403-406.

Ginsburg, L., & M. Hugueney, 1980. — La faune de Mammifères du Miocène inférieur de Selles-sur-Cher (Loir-et-Cher). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **2**, C, (3) : 271-276.

Ginsburg, L., J. Huin & J.-P. Locher, 1981. — Les Carnivores du Miocène inférieur des Beilleaux à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **3**, C, (2) : 183-194.

Ginsburg, L., J. Huin & J.-P. Locher, 1982. — Les Rhinocerotidae (Perissodactyla, Mammalia) du Miocène inférieur des Beilleaux à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **3**, 1981, C, (4) : 345-361.

Ginsburg, L., J. Huin & J.-P. Locher, 1985. — Les Artiodactyles sélénodontes du Miocène inférieur des Beilleaux à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **7**, C, (4) : 285-303.

Mayet, L., 1908. — Étude des Mammifères miocènes des sables de l'Orléanais et des faluns de la Touraine. *Annls Univ. Lyon*, n. s., Sci. méd., **24** : 1-336.

Morales, J., & D. Soria, 1984. — Los Artiodactilos del Mioceno inferior de las cuencas centrales de Espana. *Col. PA*, publ. départ. paléont., Madrid, **39** : 51-59.

Roman, F., & J. Viret, 1934. — La faune des Mammifères du Burdigalien de La Romieu (Gers). *Mém. Soc. géol. Fr.*, n. s., **9** (2-3), 21 : 1-67.

Stehlin, H. G., 1907. — Notices paléomammalogiques sur quelques dépôts miocènes des bassins de la Loire et de l'Allier. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 4e sér., **7** : 525-550.

— 1925. — Catalogue des ossements de Mammifères tertiaires de la collection Bourgeois à l'École de Pont-Levoy (Loir-et-Cher). *Bull. Soc. Hist. nat. Anthrop. Loir-et-Cher*, **18** : 77-274.

PLANCHE I

Aureliachoerus aurelianensis

1 — Hémimandibule gauche avec P_4-M_3 (BBX 395) ; a, face occlusale ; b, face labiale.
2 — I^1 droite (BBX 504), face linguale.
3 — I_2 droite (BBX 476) ; a, face distale ; b, face linguale.

Xenohyus venitor

4 — I^1 droite (BEI 738) ; a, face apicale ; b, face linguale.
5 — I^2 droite (BBX 398) ; a, face apicale ; b, face linguale.
6 — I^2 droite (BBX 483) ; a, face apicale ; b, face linguale.
7 — Canine supérieure droite ♀ (BEI 653) ; a, face apicale ; b, face labiale.
8 — P^1 gauche (BBX 411) ; a, face occlusale ; b, face linguale.
9 — P^2 droite (BBX 419) ; a, face occlusale ; b, face linguale.
10 — P^3 droite (BBX 490), face occlusale.
11 — P^4 droite (BBX 467), face occlusale.
12 — P^4 droite (BEI 670), face occlusale.
13 — M^1 gauche (BEI 486), face occlusale.
14 — M^2 droite (BBX 429), face occlusale.
15 — M^3 droite (BBX 488), face occlusale.
16 — Maxillaire gauche (BBX 408) avec P^3-M^3, face occlusale.
17 — D^4 droite (BBX 460), face occlusale.

Toutes les pièces de cette planche proviennent des Beilleaux et sont figurées en grandeur naturelle. BBX, coll. LOCHER ; BEI, coll. HUIN.

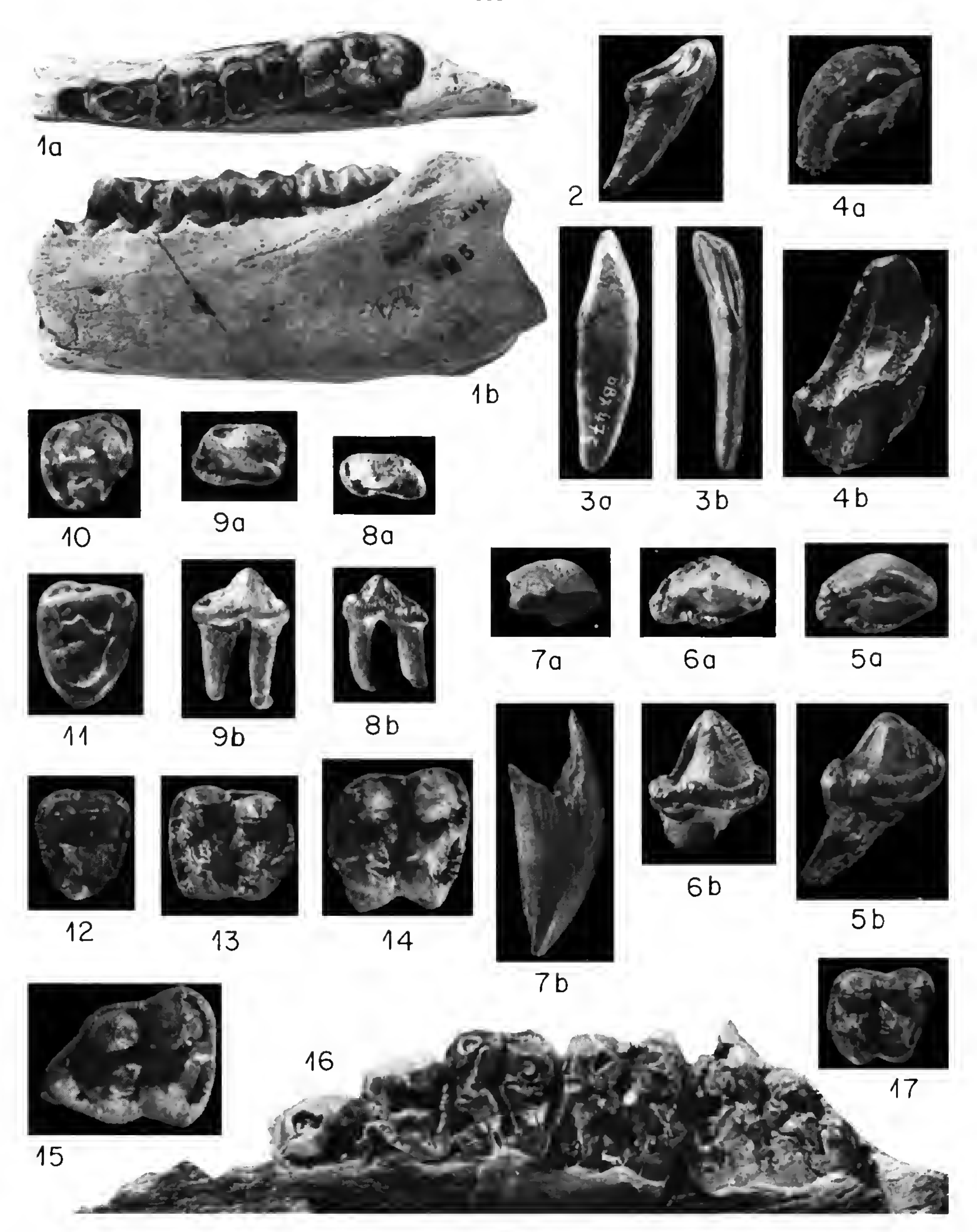


PLANCHE I

PLANCHE II

Xenohyus venitor

1 — Canine inférieure gauche ♂ (BEI 427), face labiale.
2 — P_1 gauche (BBX 478) ; a, face occlusale ; b, face labiale ; c, face linguale.
3 — P_1 droite (BBX 122), face linguale.
4 — P_2 gauche (BBX 456), face linguale.
5 — P_2 gauche (BBX 479) ; a, face occlusale ; b, face linguale ; c, face labiale.
6 — P_3 droite (BBX 436) ; a, face occlusale ; b, face linguale.
7 — P_4 droite (BEI 515) ; a, face occlusale ; b, face linguale.
8 — P_4 droite (BEI 8) ; a, face occlusale ; b, face linguale.
9 — Fragment d'hémimandibule droite (BBX 466) avec P_3-P_4 ; a, face occlusale ; b, face linguale.
10 — M_1 gauche (BBX 459), face occlusale.
11 — M_3 droite (BBX 470), face occlusale.
12 — M_3 droite (BBX 445), face occlusale.
13 — Hémimandibule gauche (BBX 396) avec P_3, M_2-M_3 ; a, face occlusale ; b, face labiale ; c, face linguale.
14 — D_3 gauche (BBX 412) ; a, face occlusale ; b, face labiale.

Toutes les pièces de cette planche proviennent des Beilleaux et sont figurées en grandeur naturelle.

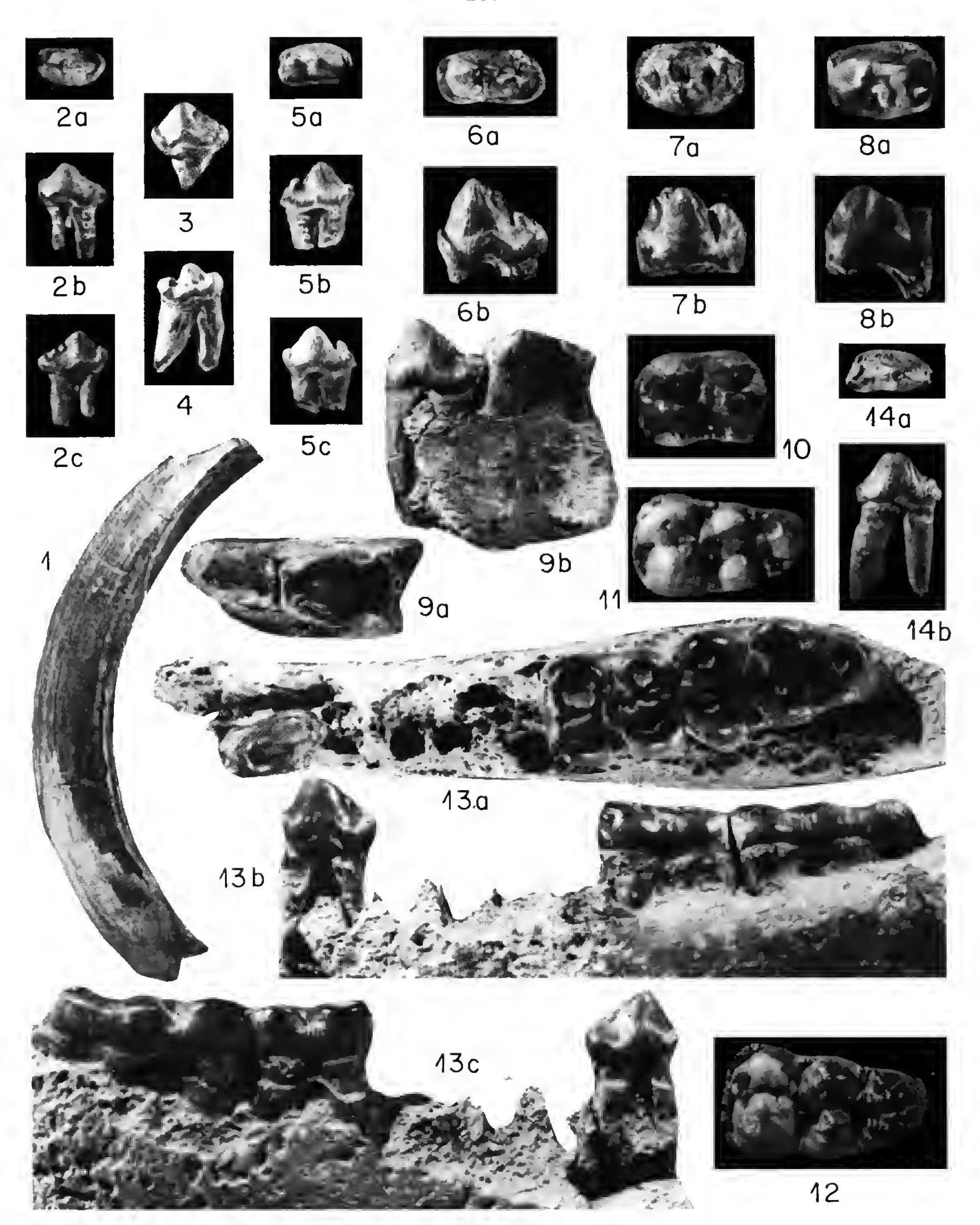

2a
3
5a
6a
7a
8a
2b
5b
6b
7b
8b
4
2c
5c
9b
10
14a
1
9a
11
14b
13a
13b
13c
12

PLANCHE II

Achevé d'imprimer le 14 octobre 1988.

Le Bulletin du 1er trimestre de l'année 1988 a été diffusé le 27 juillet 1988.

IMPRIMERIE NATIONALE

8 564 002 5

Recommandations aux auteurs

Les articles doivent être adressés directement au Sécrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés : de la traduction du titre en anglais, d'un résumé en français et en anglais, de l'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué (en note infrapaginale sur la première page).

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait). Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux importants et complexes devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme des figures.

La liste des *références bibliographiques*, à la fin de l'article, devra être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, chaque référence étant indiquée ainsi : auteur, initiales du (ou des) prénom, date, titre d'article ou d'ouvrage (en entier), revue abrégée selon la *World list of Scientific Periodicals*, tome (souligné), numéro (entre parenthèses), deux points, pagination et illustrations.

Les *dessins et cartes* doivent être réalisés à l'encre de chine. Les *photographies* seront le plus nettes possible et tirées sur papier brillant. Tenir compte de la justification du Bulletin : 14,5 cm × 19 cm. L'auteur devra indiquer l'emplacement des figures dans la marge de son manuscrit. Les légendes seront regroupées à la fin du texte sur un feuillet séparé.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article. Les auteurs peuvent éventuellement commander des tirés à part supplémentaires qui leur seront facturés directement par l'imprimeur.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière. Paraît depuis 1935. A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimique. (Format in-4°).

Dernières parutions dans la série C

T. 41 — Gaudant (Mireille). — Recherches sur l'anatomie et la systématique des Cténothrissiformes et des Pattersonichthyiformes (Poissons Téléostéens) du Cénomanien du Liban. 1978, 124 p., 57 fig., 10 pl. h.-t.

T. 42 — Lange-Badré (Brigitte). — Les Créodontes (Mammalia) d'Europe occidentale de l'Éocène supérieur à l'Oligocène supérieur. 1979, 249 p., 32 fig., 48 gr., 30 pl. h.-t.

T. 43 — Recherches océanographiques dans l'Océan Indien. (Entretiens du Muséum, Paris, 20-22 juin 1977.) 1979, 253 p., fig., pl.

T. 44 — Gayet (Mireille). — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons Cénomaniens du Liban anciennement placés dans les Acanthoptérygiens. 1980, 151 p., fig., 29 pl.

T. 45 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Bivalves du Redonien (Pliocène atlantique de France). Signification stratigraphique et paléobiogéographique. 1981, 175 p., fig., 16 pl.

T. 46 — Fröhlich (François). — Les silicates dans l'environnement pélagique de l'océan Indien au Cénozoïque. 1981, 208 p., fig., pl.

T. 47 — Loreau (Jean-Paul). — Sédiments argonitiques et leur genèse. 1982, 314 p., fig., pl.

T. 48 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Astaridae (Bivalvia) du Redonien (Pliocène atlantique de France). Systématique, biostratigraphie, biogéographie. 1982, 118 p., fig., 16 pl.

T. 49 — Colloque sur le Turonien. (Entretiens du Muséum, Paris, 26-27 octobre 1981.) 1982, 240 p., 61 fig., 8 tabl., 4 pl.

T. 50 — Rouchy (Jean-Marie). — La genèse des évaporites messiniennes de Méditerranée. 1982, 267 p. 72 fig., 18 pl.

T. 51. — Gayet (Mireille). — *Ramallichthys* Gayet du Cénomanien inférieur marin de Ramallah (Judée). Une introduction aux relations phylogénétiques des Ostariophysi. 1986, 119 p., 53 fig.

T. 52 — Russell (D. E.) et Zhai Ren-Jie. — The paleogene of Asia : Mammals and stratigraphy. 1987, 490 p., 232 cartes, croquis et coupes stratigraphiques.

T. 53. — Russell (D. E.), Santoro (J. P.) et Sigogneau-Russell (D.). — Teeth revisited : Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental Morphology. 1988, 470 p., tabl. et illustr.

Réimpression

T. 10. — Roger (J.). — Buffon, « Les Époques de la nature ». Édition critique. 1988, 495 p. (1ère édit., 1962).

Ouvrages disponibles au Service de vente des Publications du Muséum,
38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.